ISSN 0240-8937

QK1
.B9221
1989
v.11

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

SÉRIE T. 11 1989 N° 1

Janvier-Mars 1989


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L.- A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1989 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **11**, 1989, section B, *ADANSONIA*, n° 1.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

VILLIERS, J.-F. & GUINET, Ph. — Lemurodendron Villiers & Guinet, genre nouveau de Leguminosae Mimosoideae de Madagascar 3

Lemurodendron Villiers & Guinet, a new genus in the Leguminosae Mimosoideae from Madagascar.

HALLÉ, N. & LOUIS, A.M. — Un nouvel Impatiens (Balsaminaceae) du Gabon .. 11

A new species of Impatiens (Balsaminaceae) from Gabon.

JÉRÉMIE, J. — Autogamie dans le genre Utricularia L. (Lentibulariaceae) 17

Autogamy in the genus Utricularia L. (Lentibulariaceae).

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXIV 29

Contribution to the study of the orchids of Madagascar and the Mascarenes. XXIV.

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etudes sur les Podostemopsida. 12. Biogéographie évolutive de Tristicha trifaria (Bory ex Willd.) Sprengel 39

Studies on the Podostemopsida. 12. Evolutionary biogeography of Tristicha trifaria (Bory ex Willd.) Sprengel.

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J. — Notes sur deux Brachystelma (Asclepiadaceae) d'Afrique tropicale 71

Notes on two species of Brachystelma (Asclepiadaceae) from tropical Africa.

LOBREAU-CALLEN, D. — Les Malpighiaceae et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution 79

The Malpighiaceae and their pollinators. Coadaptation or coevolution.

Revue bibliographique 95

Reviews.

MISSOURI BOTANICAL
SEP 7 1989
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-10.

Lemurodendron Villiers & Guinet, genre nouveau de *Leguminosae Mimosoideae* de Madagascar

J.-F. VILLIERS & Ph. GUINET

Résumé : Le genre *Lemurodendron* Villiers & Guinet, endémique de Madagascar, est établi et sa position systématique discutée. L'espèce-type du genre est décrite.

Summary : The genus *Lemurodendron* Villiers & Guinet, endemic to Madagascar, is established and its systematic position discussed. The type-species of this genus is described.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Philippe Guinet, Laboratoire de Palynologie EPHE, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier cedex, France.

La sous-famille des Mimosoïdées (Légumineuses) est fortement diversifiée à Madagascar où de nombreux taxons restent à découvrir. Parmi le très important matériel réuni par le Service Forestier de ce pays, un ensemble de trois récoltes provenant du district de Vohémar, dans la région Nord Ouest, comportant feuilles, fleurs et fruits apparaît comme très original et mérite la création d'un nouveau genre, actuellement endémique de cette île.

LEMURODENDRON Villiers & Guinet, *gen. nov.n*

Arbor inermis. Stipulae non spinescentes. Folium bipennatum, uni- vel bi- jugum. Petiolus sine glandula. Rachis supra glandulosa. Foliola opposita, 2-4 pares in quoque jugo, breviter petiolata. Paniculum terminale cum spicibus fasciculatis. Pedunculus cum involucello e bracteis. Flores 5-meri, sessiles, heteromorphi (flores basales steriles et flores terminales hermaphroditi). Calyx obconicus. Corolla gamopetala. Staminodia in neutris floribus sterilibus. Stamina 10, libera ; antherae cum glandula caduca minute pediculosa. Ovarium subsessile, reductum in flore sterile. Legumen brevistipitatum, bivalve ; exocarpium caducum. Semina alata cum funicolo affixo centro marginis longioris. Distr. : Madagascar.

ESPÈCE-TYPE : *Lemurodendron capuronii* Villiers & Guinet.

Arbre inerme. Feuilles bipennées. Stipules caduques. Pétiole dépourvu de glande. Rachis portant des glandes au niveau de l'insertion des pennes. Pennes (1)2 paires. Folioles opposées, courtement pétiolulées. Panicule terminale d'épis fasciculés. Pédoncule avec involucelle bractéal. Fleurs sessiles hétéromorphes (fleurs basales neutres et fleurs terminales hermaphrodites). Calice obconique. Corolle gamopétale. Staminodes dans les fleurs neutres. Etamines 10, libres ; anthères lancéolées-sagittées, à connectif terminé par une glande pédiculée. Ovaire subsessile, réduit dans les fleurs neutres. Stigmate infundibuliforme. Gousse courtement stipitée s'ouvrant par deux fentes de déhiscence ; exocarpe caduc. Graine ailée à funicule inséré sur un bord long de l'aile.

DISCUSSION

L'existence de graines ailées permet de séparer le genre *Lemurodendron* de la plupart des genres de Mimosoïdées ; c'est un caractère qui se retrouve dans les genres *Fillaeopsis* Harms, *Cylicodiscus* Harms, *Newtonia* Baill., *Piptadeniastrum* Brenan, *Indopiptadenia* Brenan et *Parapiptadenia* Brenan (Brenan, 1963).

Différents caractères de l'appareil fructifère peuvent être pris en considération pour comparer les différents genres :

— La caducité de l'exocarpe de *Lemurodendron*, qui n'a pas d'équivalent dans les autres genres, est le seul caractère fructifère qui lui soit propre.

— L'existence de deux fentes de déhiscence fonctionnelles ne se rencontre pas dans les genres *Newtonia* et *Cylicodiscus*.

— La position de la graine dont le grand axe est parallèle aux bords suturaux permet une séparation sûre avec le genre *Fillaeopsis* qui a des graines dont le grand axe est perpendiculaire aux bords suturaux du fruit.

— L'insertion médiane du funicule sur la graine se retrouve dans les genres *Fillaeopsis, Parapiptadenia, Piptadeniastrum* et *Indopiptadenia*. Elle est sommitale pour les autres genres.

L'appareil florifère présente un certain nombre de caractères qui permettent une séparation nette du genre *Lemurodendron* :

— La présence d'un involucelle bractéal sur le pédoncule inflorescentiel, similaire à celui rencontré chez certains *Acacia*, est particulière au nouveau genre ; elle ne se retrouve dans aucun des genres à graines ailées.

— L'hétéromorphie florale avec des fleurs stériles à la base de la grappe est aussi un caractère particulier à *Lemurodendron*.

— La corolle gamopétale n'est présente que chez *Newtonia* et *Piptadeniastrum* (soudure seulement à la base).

— Les étamines libres non soudées aux pétales sont fréquentes dans le groupe des Mimosoïdées à graines ailées sauf chez *Newtonia*. En outre, l'absence de pubescence des filets est un élément distinctif net avec *Fillaeopsis*.

— L'absence de disque intrastaminal permet une séparation sûre avec *Cylicodiscus, Fillaeopsis* (disque libre), et *Newtonia* (disque soudé aux étamines).

De l'ensemble des caractères considérés, trois semblent particuliers au genre *Lemurodendron* et permettent de le distinguer aisément des autres Mimosoïdées à graines ailées : l'involucelle bractéal, l'hétéromorphie florale et la caducité de l'exocarpe.

Par ailleurs, l'existence d'une glande au sommet des anthères et le nombre double des étamines par rapport au nombre des pétales placent le genre *Lemurodendron* dans la tribu des *Mimoseae* telle qu'elle est définie par Lewis & Elias (1981), au côté du genre *Indopiptadenia* dont il est indéniablement proche (aspect végétatif, graine ailée, déhiscence du fruit, type inflorescentiel, androcée, pistil, semblables).

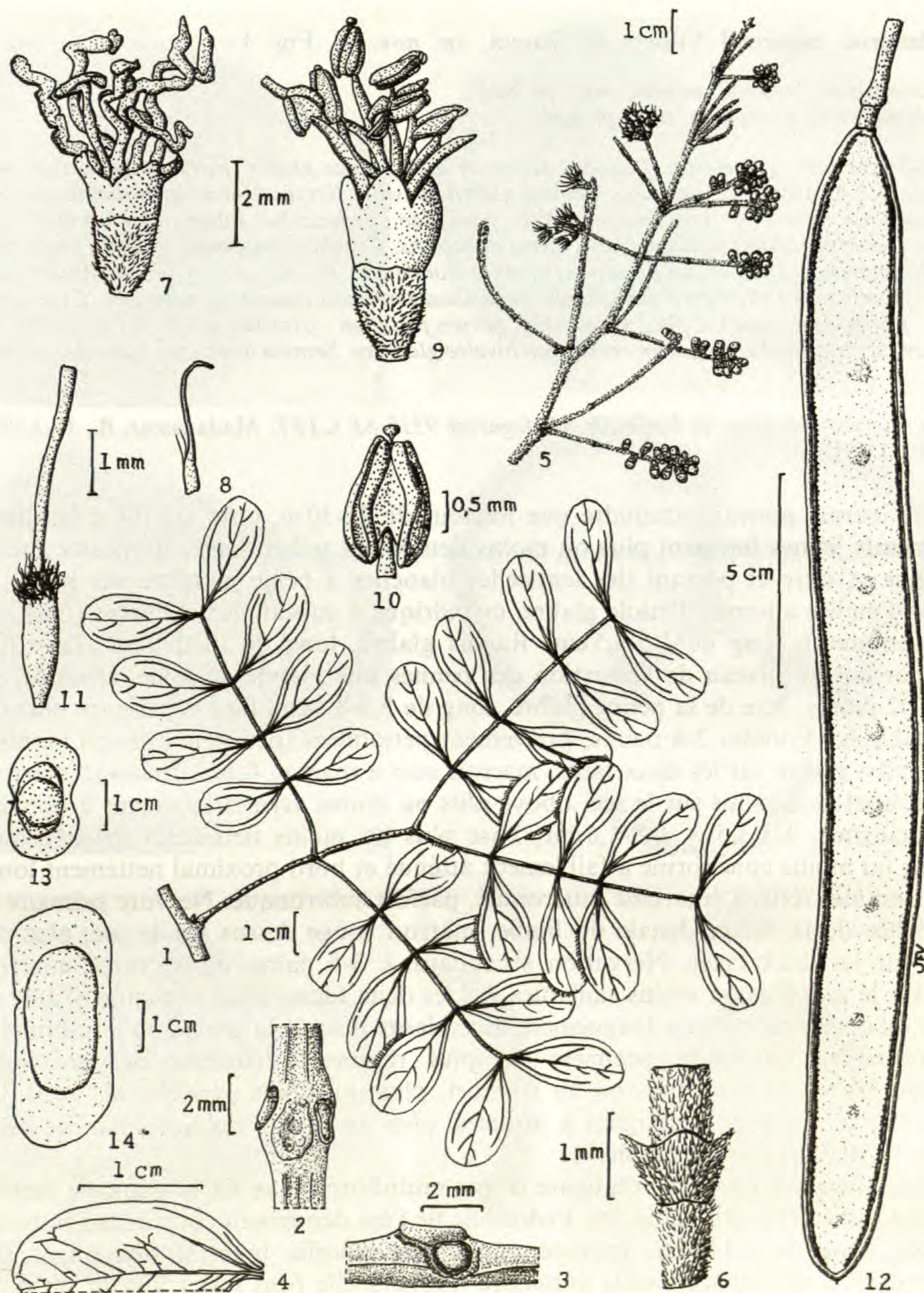


Fig. 1. — **Lemurodendron capuronii** Villiers & Guinet : **1**, feuille ; **2**, **3**, détail du rachis, faces supérieure et latérale ; **4**, détail de la nervation d'une foliole ; **5**, inflorescence ; **6**, involucelle bractéal ; **7**, fleur stérile ; **8**, pistillode ; **9**, fleur fertile ; **10**, anthère ; **11**, pistil ; **12**, fruit ; **13**, **14**, graines. (1-4, 12-14, *Capuron 24075 SF* ; 5-11, *Service Forestier 9315 SF*).

Lemurodendron capuronii Villiers & Guinet, *sp. nov.* — Fig. 1.

— *Piptadeniastrum belini* CAPURON, *mss. in herb.*
— *Piptadenia belini* CAPURON, *mss. in herb.*

Ramuli juvenales ± puberuli. Petiolus, rachis et axis pennae glaber. Folium bipennatum, uni- vel bijugum; foliola 2-4 pares in quoque jugo. Lamina glabra obovata. Nervus primarius medianus vel excentricus. Nervi secundarii bifarii ± prominentes. Axis paniculae, pedunculus spicae, involucellum bractearum pubescens. Flores pentameri sessiles. Calyx extra pubescens. Corolla gamopetala glabra (flores fertiles pilis aliquis ad summum). Androecium florum sterilium : staminodia 10 (vel minus) libera. Androecium florum fertilium : stamina 10 (12) libera cum glande pediculata terminali caduca ad summum. Gynoecium florum sterilium : pistillodium cum 1-2 pilis. Gynoecium florum fertilium : ovarium sessile vel subsessile, pubescens ad summum, stylus gracilis. Legumen coriaceum bivalve glabrum. Semina alata cum funiculo centro marginis longioris.

TYPE : *Service des Eaux et Forêts de Madagascar 9315 SF CTFT*, Madagascar, fl., 19.3.1954 (holo-, P; iso-, P, TEF).

Arbre inerme pouvant atteindre une hauteur de 25-30 m, pour un fût d'un diamètre de 1 m. Rameaux jeunes finement plus ou moins densément pubérulents. Rameaux âgés glabres, gris à beige grisâtre et portant des lenticelles blanches à beige jaunâtre sur le sec. Stipules caduques. Feuilles alternes. Pétiole glabre, cylindrique à subcanaliculé dessus (plus nettement vers son sommet), long de 1,5-3,5 cm. Rachis glabre, long de (0-)1-3 cm; face supérieure carénée portant au niveau de l'insertion des pennes une glande discoïde, charnue, saillante. Pennes (1)2 paires. Axe de la penne glabre, long de 2,5-8,5 cm, face supérieure plus ou moins aplatie, subailée. Folioles 2-4 paires, brièvement pétiolulées (pétiolule plus ou moins long de 1 mm). Limbe glabre sur les deux faces, marron noir à marron foncé dessus et marron clair à marron rougeâtre dessous sur le sec, obové plus ou moins asymétriquement à obové plus ou moins falciforme, 1,5-3,5 × 0,8-1,6 cm; base plus ou moins nettement asymétrique : bord distal plus ou moins cunéiforme à faiblement atténué et bord proximal nettement longuement atténué; sommet rétus à émarginé mucronulé, parfois subtronqué. Nervure primaire médiane à rapprochée de la marge distale du limbe, marron rouge dessus sur le sec, plus ou moins saillante sur les deux faces. Nervation secondaire à 3-5 paires de nervures, marron rouge dessous sur le sec, plus ou moins saillantes sur les deux faces; dans la moitié distale du limbe première ou deuxième nervure longuement ascendante jusqu'à la moitié ou le sommet; dans la moitié proximale du limbe première ou plus rarement deuxième nervure longuement ascendante jusqu'aux deux tiers ou au sommet, plus ou moins parallèle au bord du limbe; autres nervures obliques, rectilignes à arquées, plus ou moins saillantes sur les deux faces. Reste de la nervation peu visible.

Inflorescence en panicule terminale d'épis multiflores. Axe de la panicule densément et courtement pubescent, gris sur le sec. Pédoncule de l'épi densément courtement pubescent, gris sur le sec, long de 5-15 mm, terminé par un involucelle bractéal densément pubescent extérieurement à déhiscence basale annulaire (l'involucelle peut rester autour du pédoncule), haut de plus ou moins 1 mm, bord supérieur denté lobé. Boutons floraux jeunes entièrement entourés par l'involucelle bractéal. Bractéole pubérulente dorsalement, à base épaisse, onguiculée, à sommet triangulaire, réfléchi. Bouton floral oblongoïde à obovoïde-oblongoïde. Fleurs sessiles, pentamères, neutres à la base de l'épi (peu nombreuses) et hermaphrodites au

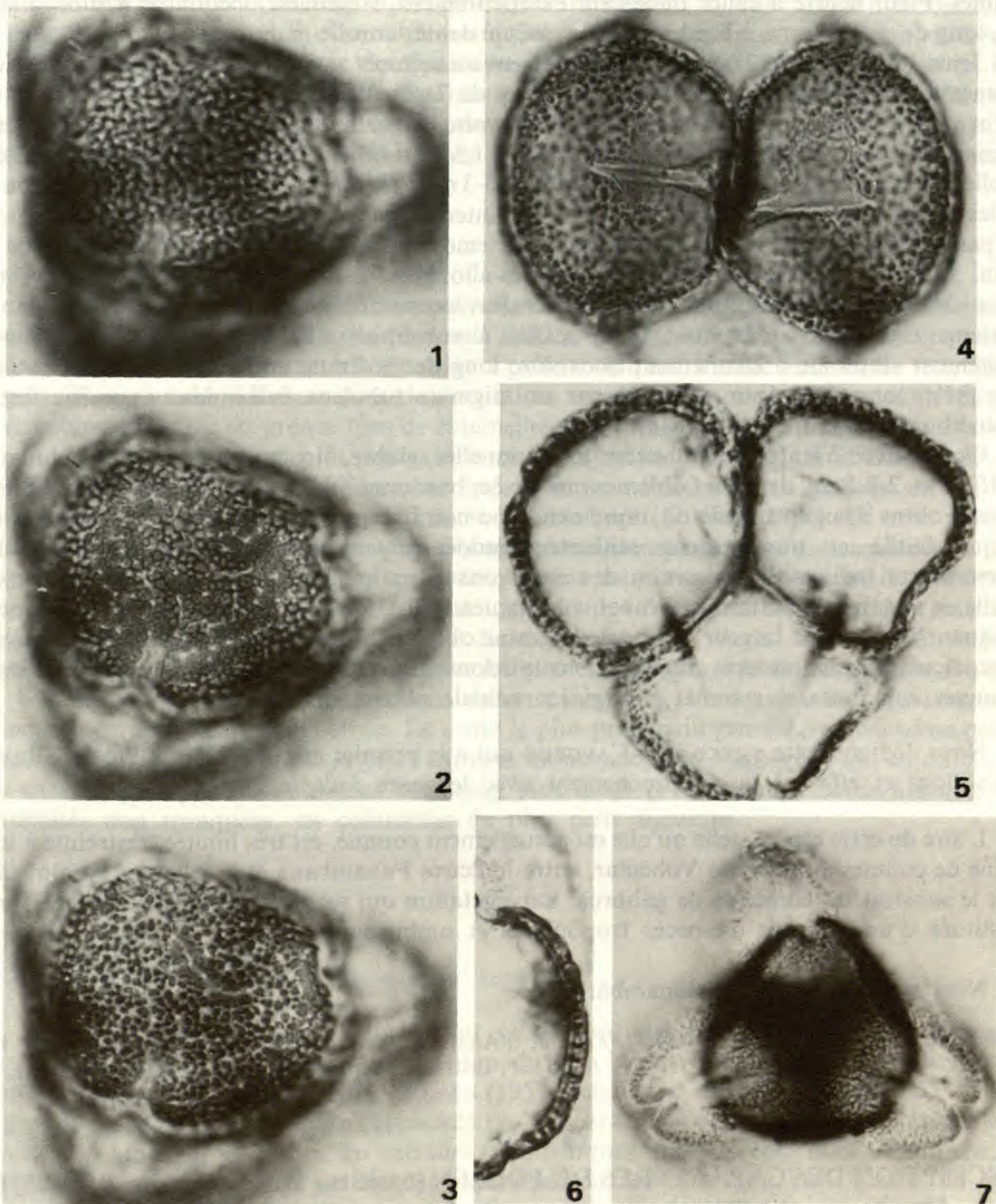


Fig. 2. — **Lemurodendron capuronii** Villiers & Guinet : 1-3, analyse de l'exine ; **1**, surface tectale irrégulière, perforée ; **2**, **3**, columelles, larges et inordonnées ; **4**, tétrade, deux grains vus de face ; deux colporus ± opposés deux à deux ; **5**, répartition dissymétrique de l'exine sur chaque grain ; **6**, structure de l'exine à sa partie distale (coupe optique). — **7**, **Fillaeopsis discophora** Harms (pour comparaison). Tous × 1000. (1-6, *Service Forestier 9315 SF* ; 7, *Zenker 1977*, Cameroun).

sommet. Fleur neutre à calice pubescent extérieurement, largement obconique à subcylindrique, long de ± 1,25 mm, à bord supérieur ondulé denté; corolle gamopétale, glabre, longue de ± 3,3 mm, tube long de 2 mm, lobes libres aigus au sommet; staminodes libres, 10 ou moins, les unes filiformes et courtes, les autres longues de 7 mm à filet rubané; pistil très réduit (ou parfois absent) avec 1 ou 2 cils à la base de l'ovaire. Fleur hermaphrodite à calice pubescent extérieurement ± obconique à oblong, long de 1,5 mm, bord entier à 5 lobes sinués-dentés; corolle à pétales longs de 3,5-4 mm soudés sur 2,5-3 mm, glabres sauf quelques poils très courts sur les lobes; lobes ovales triangulaires, à bord internes papilleux, à sommets aigus; étamines 10 (parfois jusqu'à 12), libres (filets parfois fortement apprimés par 2 ou 3), filet long de 4-5 mm, anthères lancéolées-sagittées, ellipsoïdes-allongées, à oblongoïdes, longues ± 1 mm; fentes de déhiscence longitudinales sublatérales; connectif terminé par une petite glande courtement pédiculée, caduque; pistil sessile à substipité, ovaire pubescent au sommet, étroitement ellipsoïde à étroitement obovoïde, long de ± 2 mm, contenant (4-)12-14 ovules, style grêle, long de 3-4 mm, terminé par un stigmate tubuleux évasé dans sa partie fertile (infundibuliforme).

Gousse avec 2 fentes de déhiscence fonctionnelles, glabre, étroitement elliptique oblongue, (8-)15-35 × 2-2,5 cm, droite à faiblement incurvée, base cunéiforme à subarrondie non stipitée, sommet obtus à aigu, apiculé ou non; exocarpe noirâtre gris sur le sec, caduc, à nervation oblique faible et obscurément saillante; endocarpe marqué extérieurement par des boursouflures indiquant la position des embryons dans les graines. Graines à grands axes parallèles aux bords suturaux, brunes, oblongues, (30-)35-50 × 16-24 mm; aile papyracée atteignant 5-10 mm de largeur; corps de la graine oblong, 19-30 × 14-18 mm. Embryon droit, perpendiculaire aux sutures du fruit; cotylédons transversalement oblongs, étroitement échancrés à la base, à sommet émarginé; radicule obconique.

Nous dédions cette espèce à R. CAPURON qui a le premier mis en évidence l'intérêt de ces échantillons et effectué un rapprochement avec le genre *Indopiptadenia*.

L'aire de cette espèce, telle qu'elle est actuellement connue, est très limitée, restreinte à une chaîne de collines au SSW de Vohémar, entre le fleuve Fanambana et le village d'Analovana, dont le substrat est constitué de gabbros. La végétation qui recouvre cette zone est une forêt constituée d'un mélange d'espèces tropophiles et ombrophiles.

NOM VERNACULAIRE : Lalonambarika.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron 24875 SF*, forêt d'Analalava Sud de Fanambana, fr. oct. (TEF, P); *Service Forestier de Madagascar 9315 SF, 10523 SF*, distr. de Vohémar, forêt d'Analalava, fl. mars, fr. juill. (P, TEF).

DESCRIPTION DES CARACTÈRES DU POLLEN (basée sur *Service Forestier 9315 SF*, P). — Fig. 2.

Pollen en tétrades tétraédriques : trois axes de symétrie égaux, mesurant chacun 63 (61-68) µm, acalymmées, formées par l'union permanente de grains tricolporés vers l'équateur (grains faiblement hétéropolaires). Apertures opposées par deux sur la tétrade. Apertures

externes : sillons courts (distance entre les extrémités de deux sillons : 23 µm), à contours le plus souvent irréguliers et à extrémités tronquées. Apertures internes : pores, circulaires, de 6 µm de diamètre, entourés par des épaississements nets (costae). Exine organisée en trois couches. Tectum lisse, ± 1 µm d'épaisseur, entièrement traversé par des perforations inégalement distribuées, peu nombreuses, de grand diamètre (0,8-1,2 µm). Columelles éparses, épaisses (1,4 µm). Exine interne (foot layer et endexine non séparables) : 1 µm d'épaisseur.

Commentaire.

Les caractères polliniques de *Lemurodendron capuronii* ne montrent pas d'affinités étroites avec les genres *Cylicodiscus* Harms, *Newtonia* Baill., *Piptadeniastrum* Brenan et *Indopiptadenia* Brenan : ces genres sont caractérisés par leurs pollens simples, à exine semi-tectée réticulée. Si le genre *Parapiptadenia* Brenan possède des pollens composés, ceux-ci ne sont pas en tétrades, la structure de l'exine est grenue (pas de columelles), la surface est verruqueuse, les polyades, à 12, 16, 26 grains, nettement plus petites et à axes de symétrie inégaux (grand axe : 30-39 µm).

On connaît dans les Mimosacées trois genres possédant des pollens en tétrades tétraédriques à grains tricolporés et à exine columellaire (Guinet, 1981). Ce sont : *Dinizia* Ducke, *Schleinitzia* Warb. et *Fillaeopsis*. S'y ajoute maintenant le genre *Lemurodendron*. Dans le genre néotropical, monospécifique, *Dinizia*, l'exine est clavée et dépourvue de tectum. Le genre *Schleinitzia*, exclusivement pacifique, comprend 4-5 espèces dont certains caractères polliniques sont variables. C'est ainsi que *S. novo-guineensis* (Warb.) Verdc. et *S. fosbergii* Nevl. & Niezg. possèdent tous deux, et dans les mêmes individus, à la fois des grains de pollen en tétrades et en polyades. Cependant, dans ces espèces, l'ornementation de l'exine est constamment rugulée à rugulo-striée. Le genre le plus proche du genre *Lemurodendron* par ses caractères polliniques est donc le genre africain monospécifique *Fillaeopsis*, qui en diffère par ses tétrades plus petites, ses sillons beaucoup plus longs (t : 2,5 µm), à bords linéaires et à extrémités non tronquées, ses columelles de plus petit diamètre.

CONCLUSION

Le genre *Lemurodendron*, actuellement monospécifique et endémique de Madagascar, occupe une place originale dans la sous-famille des *Mimosoideae*. Il se rapproche par de nombreux caractères des genres que Brenan (1955) puis Lewis & Elias (1981) ont inclus dans le groupe *Newtonia*. Il en diffère cependant par les caractères de la gousse, la présence d'un involucelle bractéal, le pollen en tétrades tétraédriques tricolporées. Il se rapproche, en particulier par ses caractères polliniques mais aussi par les caractères du stigmate, du genre *Fillaeopsis* dont il diffère par l'absence de disque intrastaminal, l'hétéromorphie florale, les folioles opposées, de sorte qu'il paraît difficile de l'inclure dans le groupe *Fillaeopsis* (Lewis & Elias, 1981). L'ensemble de ces caractères associés de façon originale nous paraît justifier la création d'un genre nouveau dont les affinités soulignent à nouveau la parenté des flores africaines et malgaches.

BIBLIOGRAPHIE

BENTHAM, G., 1840. — Notes on Mimoseae. *J. Bot.* (*Hooker*) 2 : 135.

BENTHAM, G., 1875. — Revision of the suborder Mimoseae. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 30 : 335-664.

BRENAN, J. P. M., 1955. — Notes on Mimosoideae : I. *Kew Bull.* 10 (2) : 161-192.

BRENAN, J. P. M., 1963. — Notes on Mimosoideae : VIII. *Kew Bull.* 17 (2) : 228.

BRENAN, J. P. M., 1965. — The geographical relationships of the genera of Leguminosae in tropical Africa. *Webbia* 19 : 545.

GUINET, Ph., 1981. — Mimosoideae : the characters of their pollen grains. *In* : R. M. POLHILL & P. H. RAVEN (Eds), *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, 1 : 835-857.

HUTCHINSON, J., 1964. — *The Genera of Flowering Plants*. Clarendon Press, vol. 1 : 283-292.

LEWIS, G. P. & ELIAS, T. S., 1981. — Mimoseae. *In* : R. M. POLHILL & P. H. RAVEN (Eds), *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, 1 : 155-168.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 11-15.

Un nouvel *Impatiens* (*Balsaminaceae*) du Gabon

N. Hallé & A. M. Louis

Résumé : *Impatiens floretii* Hallé & A. M. Louis, nouvelle espèce, est la première pour le Gabon à présenter des feuilles opposées.

Summary : *Impatiens floretii* Hallé & A. M. Louis, new species, is the first from Gabon having opposite leaves.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Adriaan Mels Louis, CENAREST, Herbier national, B.P. 842, Libreville, Gabon.

En 1962, les *Balsaminaceae* de la Flore du Gabon comptaient 16 espèces d'*Impatiens*. A la suite de la révision des « Impatiens of Africa » de C. Grey-Wilson (1980), ce total à dû être un peu réduit et certaines conclusions de N. Hallé modifiées. Ainsi, des 5 espèces décrites en 1962 par Hallé, une, *I. claeri*, est descendue au rang de sous-espèce de *I. mackeyana*. Une autre, *I. pellegrinii* tombe en synonymie de *I. gossweileri*, ses différences, bien que notables, rentrant dans la variation reconnue chez cette espèce. Par ailleurs la présence au Gabon de *I. sakeriana* est insuffisamment démontrée : un curieux labelle figuré sous ce nom pourrait appartenir à une autre espèce, sans doute épiphyte et peut-être inconnue. En outre *I. zenkeri*, taxon surtout camerounais, est lui aussi descendu au rang de sous-espèce de *I. mackeyana*. Enfin il y a un changement : le matériel rapporté par Hallé au *I. macroptera* a mérité d'être établi comme bonne espèce distincte sous le nom de *I. pseudomacroptera* Grey-Wilson, en 1979.

En 27 années le bilan des *Impatiens* du Gabon est passé de 16 à 12; si l'on compte les sous-espèces il est passé de 16 à 14 (plus une inconnue) : 4 des 5 nouveautés de Hallé (1962) ont été retenues en 1980 par Grey-Wilson. La systématique n'a donc pas fait de progrès notables, et moins encore la morphologie en ce qui concerne le Gabon. Ceci montre que le traitement de la famille en 1962 a été réellement utile et positif, même si, à cette date les prospections étaient restées très au dessous de ce qui aurait été souhaitable. Il est ainsi démontré que le travail que l'on peut déjà faire pour le Gabon à partir des herbiers, et spécialement ceux du Muséum national d'Histoire naturelle, reste immense et capital.

Depuis que l'Herbier national du Gabon existe, de nouveaux efforts de prospection ont été entrepris. C'est dans le matériel qui le compose actuellement et qui compte environ 13 700 récoltes qu'a été faite la découverte d'un remarquable *Impatiens* gabonais nouveau, à feuilles opposées. Ce cas, rare en Afrique, et exceptionnel pour l'Afrique de l'Ouest, est précisément l'objet de cette note.

Impatiens floretii Hallé & A. M. Louis, *sp. nov.*

I. tweediae E. A. Bruce *paulum affinis, sed calcari graciliore, petalis lateralibus unitis longioribus, sepalis lateralibus integris amplissimis, inflorescentiis paucifloris pedunculo 5 mm longo et bracteis majoribus differt. Labellum saccatum potius fere* I. mackeyanae Hook. f. *affine est.*

Type : *J. M. Reitsma, B. Reitsma & C. Wilks 3260*, Gabon, forêt dense humide de montagne, chaîne de Doudou, env. 125 km NW de Tchibanga, 2°37′ S et 10°35′ E, 15.4.1987 (holo-, P).

Cette nouvelle espèce est une herbe terrestre modeste de 20-25 cm de hauteur, à tige entièrement glabre. Les feuilles opposées ont un pétiole glabre de 5-13 mm. Le limbe foliaire, 12-35 × 10-25 mm, est ové atténué à base large subobtuse ou très brièvement cunéiforme ; sommet sublancéolé ; face supérieure avec une pubescence éparse ; marges dentées à dents mucronées et certaines même, vers la base, effilées. 3-4 paires de nervures secondaires.

Racème axillaire pauciflore, 1-2(3) fleurs ; le pédoncule rachidien est un peu pileux. Une paire de bractées rapprochées mais alternes est d'une ampleur remarquable. A la floraison qui commence par la fleur inférieure, la bractée est caduque. Bouton suborbiculaire avec un petit rostre qui est le sommet du labelle. Fleurs entièrement glabres, longues d'environ 3,5 cm, à pédicelle de 8-12 mm. Sépales latéraux entiers, remarquablement amples, d'environ 10 × 7 mm à sommet mucroné. Les doubles pétales latéraux ont environ 30 × 13 mm avec un onglet basal de 7 mm ; les deux lobes sont larges et se croisent sur environ 3 mm de largeur. Labelle de 22 mm en sac profond assez brusquement pourvu d'un éperon grêle, arqué en demi-cercle, long de 9 mm ; la longueur « buccale » est de 15 mm (= B1 de la fig. 15 de Grey-Wilson : 64, 1980). Pétale dorsal très ample latéralement. Fruit non connu.

Les fleurs, parfois nombreuses simultanément, sont entièrement d'un rose plutôt foncé comme au moins la partie haute du pédicelle ; latéralement le labelle se présente comme obliquement zébré de stries foncées (elles sont plus obliques et plus localisées que celles du labelle de *I. mannii* Hook. f.).

Cette belle endémique, qui mériterait d'être multipliée dans des jardins, a été récoltée à 60 km SSW de Doussala (Loussala in Fl. Gabon 8 : 220, 1964), et environ 25-20 km NNE du lac Cachimba dans le bassin de la basse Nyanga. Elle n'est connue que d'une seule station, au sommet d'une falaise d'environ 50 m qui est le flanc d'un inselberg isolé dominant la forêt. La marge culminale consiste en un faciès bas à *Afrotrilepis pilosa* à couche d'humus très réduite (Fig. 3, zone A) qui précède la station à *Impatiens*. Elle est suivie immédiatement par un fourré à *Drypetes occidentalis* (zone B) qui précède la forêt culminale. *Impatiens floretii* croît sur humus peu profond profitant d'endroits moyennement humides et ombragés par les *Drypetes*.

L'indication d'affinité avec *I. tweediae* E. A. Bruce, donnée ci-dessus dans la diagnose répond aux besoins du groupement A des clés de Grey-Wilson. C'est donc une affinité pratique et non pas naturelle. *I. floretii* ne présente pas, en fait, de parenté étroite avec *I. tweediae*, une endémique du Mt. Elgon à la frontière de l'Ouganda et du Kenya. Quelques caractères floraux rapprochent *I. floretii* de *I. mackeyana*. Par ses caractères foliaires il se rapprocherait plutôt de *I. gossweileri*, espèce à feuilles insérées en spirale. Le cas confirme une fois de plus que la phyllotaxie bijuguée n'a pu apparaître chez les Balsaminacées qu'à partir de plusieurs lignées phylétiques distinctes et qu'en aucun cas elle ne peut constituer le fondement d'une valable catégorie taxonomique.



Fig. 1. — **Impatiens floretii** Hallé & A. M. Louis : **1**, plante presque entière avec une fleur de face à gauche et une fleur de profil à droite ; **2**, feuille vue par dessus, face pubescente, large de 24 mm ; **3**, schéma d'une extrémité florifère ; **4**, détail de rachis inflorescentiel biflore ; **5**, bractée inférieure large de 5 mm ; **6**, bouton ; **7**, sépale latéral large de 7 mm ; **8**, labelle vu de profil, long de 22 mm ; **9**, pétale dorsal en vue latérale ; **10**, double pétale latéral droit ; **11**, gynostème, longueur 8 mm ; **12**, fruit juvénile. — Matériel analysé : *J. M. Reitsma, B. Reitsma & C. Wilks 3260.*





Fig. 2. — **Impatiens floretii** Hallé & A. M. Louis : Fleurs de face et de profil in vivo. — D'après photos diapositives couleur : C. C. H. Jongkind, Laboratoire de Phytotaxonomie, Université Agronomique, Wageningen, Pays-Bas.

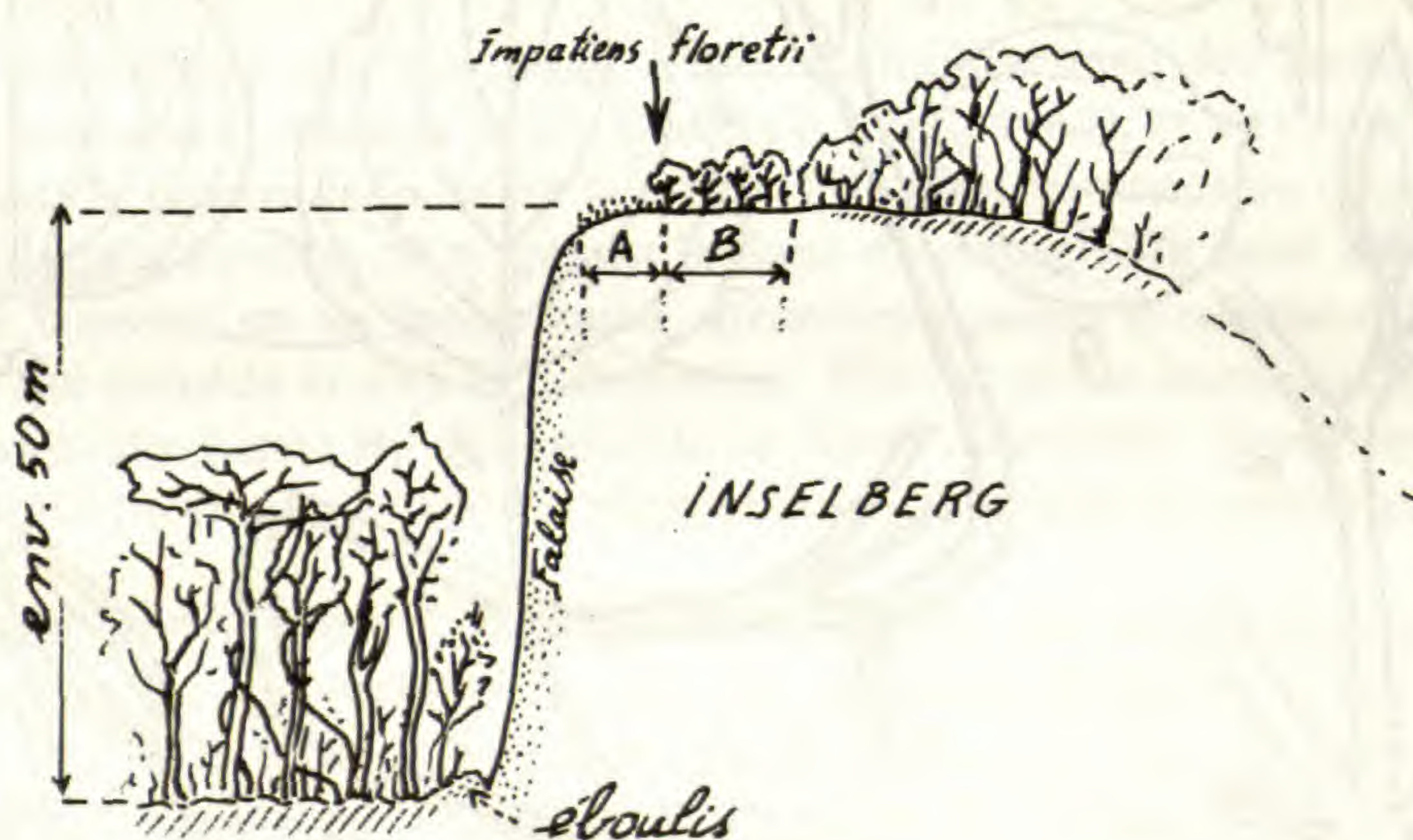


Fig. 3. — Au sommet de l'inselberg, l'unique station connue de **Impatiens floretii** se situe entre une zone A, large de 3-8 m à *Afrotrilepis pilosa* (espèce dominante accompagnée d'*Hymenodyction*, de *Solenangis scandens*, *Asplenium jaundeense*, *Calvoa pulcherrima* et *Heterotis rupicola*), et d'une zone B, large de 5-15 m, à fourré de *Drypetes occidentalis* (espèce dominante acompagnée d'*Euphorbia grandifolia* et de quelques plantes herbacées, *Solenostemon repens* et *Diodia rupicola*).

La nouvelle espèce est dédiée à notre collègue Jean-Jacques FLORET, collaborateur expérimenté de la Flore du Gabon et spécialiste des *Rhizophoraceae* et *Anisophylleaceae*.

BIBLIOGRAPHIE

GREY-WILSON, C., 1979. — New taxa in african Impatiens (Balsaminaceae). *Kew Bull.* 33 (4) : 641-649.
GREY-WILSON, C., 1980. — *Impatiens of Africa.* Bealkema éd., Rotterdam, 235 p., 170 fig.
HALLÉ, N., 1962. — Balsaminacées. *Flore du Gabon* 4 : 11-48, *tab. 2-12.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 17-28.

Autogamie dans le genre *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae*)

J. JÉRÉMIE

Résumé : Les fleurs des *Utricularia* présentent divers caractères morphologiques considérés comme des adaptations à la pollinisation croisée par l'intermédiaire des insectes. Plusieurs auteurs ont signalé que les mouvements sensitifs manifestés par le stigmate sont à mettre en rapport avec cette pollinisation entomophile. Chez les 10 espèces concernées par cette étude, ce mouvement stigmatique se produit lorsque le stigmate est stimulé artificiellement, mais il n'a pas lieu dans la nature car aucun insecte n'a été observé visitant les fleurs de ces *Utricularia*. Au moment de l'anthèse, chez toutes ces espèces (sauf *U. australis*), le lobe inférieur du stigmate est accolé aux étamines. Après la déhiscence des anthères les grains de pollen germent sur place, au contact d'une substance visqueuse sécrétée par le stigmate. L'autofécondation a lieu et aboutit à la formation de graines viables. Les mouvements stigmatiques peuvent être considérés comme un caractère ancestral dans ce genre qui semble évoluer de la xénogamie vers l'autogamie.

Summary : The flowers of *Utricularia* show various morphological features considered as adaptations to cross-pollination by insects. Several authors have indicated that the sensitive movements of stigma are to be associated with this insect pollination. In the 10 species studied here, this stigmatic movement takes place when the stigma is artificially stimulated, but it does not occur in nature as no insect has been seen to visit the flowers of these species. In all these species (except *U. australis*) the lower lobe of the stigma is positioned against the stamens at anthesis. After dehiscence of the anthers the pollen grains germinate in situ, in contact with a viscous substance secreted by the stigma. Self-fertilization takes place and results in the production of viable seeds. The stigmatic movements can be seen as an ancestral character in the genus which seems to develop from xenogamy to autogamy.

Joël Jérémie, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Chez les plantes à fleurs on a longtemps considéré, à la suite des travaux de SPRENGEL (1793) et KNIGHT (1799), que les rapports sexuels se produisent impérativement entre individus différents de la même espèce et que l'autofécondation est néfaste. DARWIN (1876, 1877) a énoncé à ce propos une loi générale qui stipule que, dans la nature, la plupart des plantes sont pollinisées par du pollen provenant des fleurs d'un autre individu, que la fécondation croisée est avantageuse et l'autofécondation un événement rare, préjudiciable pour l'espèce. Ce principe a conduit à la recherche de mécanismes adaptatifs en rapport avec la pollinisation croisée ou interdisant l'autopollinisation. Cependant DARWIN a expérimentalement mis en évidence la pluralité des systèmes sexuels rencontrés chez les plantes à fleurs et ses travaux ont énormément influencé l'orientation des recherches futures sur la biologie de la pollinisation.

Cette diversité des modes de reproduction est aujourd'hui universellement reconnue. Plusieurs auteurs (SOLBRIG, 1976; BAWA & BEACH, 1981 ; WYATT, 1983; etc.) ont cherché à expliquer la manière dont s'est produite l'évolution de ces systèmes sexuels, en relation avec la pollinisation croisée (liée à l'auto-incompatibilité) et l'autopollinisation (liée à l'auto-

compatibilité). Chez les plantes à fleurs hermaphrodites il est établi que la fécondation croisée (xénogamie) est le système sexuel prépondérant, mais qu'il existe un très grand nombre d'espèces chez lesquelles l'autofécondation (autogamie) se produit si la pollinisation croisée n'a pas lieu. C'est le cas lorsque les pollinisateurs habituels sont absents (PROCTOR & YEO, 1973); lorsqu'il y a compétition entre plusieurs agents pollinisateurs (GRANT, 1958; LEVIN, 1972; GRANT & FLAKE, 1974; WYATT, 1983); lorsque les conditions météorologiques sont défavorables, par exemple si le temps est constamment pluvieux (HAGERUP, 1951). L'autogamie peut aussi être facultative si le pollen est déposé par hasard sur le stigmate de la même fleur (HAGERUP, 1954; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; PHILBRICK, 1983). Enfin, l'autogamie est obligatoire dans certains cas : fleurs chez lesquelles la fécondation a lieu avant l'ouverture du périanthe (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; NICKRENT & MUSSELMAN, 1979; RALSTON, RICHES & MUSSELMAN, 1987); fleurs submergées de certaines espèces aquatiques (PHILBRICK, 1983; PHILBRICK & ANDERSON, 1987); fleurs cleistogames qui se rencontrent dans diverses familles (UPHOF, 1938) et présentent parfois des modes de fécondation très particuliers (ANDERSON, 1980).

Notre étude du mode de pollinisation dans le genre *Utricularia* a été entreprise à la suite de la découverte à la Guadeloupe, en 1980, d'une population rapportée à l'espèce épiphyte *U. alpina* mais dont les individus présentent des caractères morphologiques et biologiques bien différents, et pour laquelle nous avons suggéré un processus de spéciation sympatrique (JÉRÉMIE & JEUNE, 1985); dans ce travail nous avions évoqué un probable isolement reproductif dû à une reproduction sexuée par autogamie.

Utricularia L. est un genre essentiellement tropical renfermant 214 espèces (TAYLOR, comm. pers.) épiphytes, terrestres, aquatiques ou sub-aquatiques. La morphologie des organes végétatifs est complexe et de nombreux auteurs (GOEBEL, 1928; LLOYD, 1942; MCINTYRE & CHRYSLER, 1943; HARDER, 1963; TAYLOR, 1964) ont cherché à connaître la véritable nature des « stolons », « rhizoïdes » ou « rhizophylles », « tubercules », « feuilles », ainsi que le mode de fonctionnement des utricules qualifiées, peut-être abusivement, de pièges à insectes.

Les fleurs des *Utricularia* sont hermaphrodites : calice à 2 ou 4 lobes [1]; corolle gamopétale, à deux lèvres (lèvre inférieure munie d'un éperon), souvent personnée (lèvres appliquées l'une contre l'autre et délimitant une gorge fermée par un renflement de la lèvre inférieure); à l'intérieur de la gorge il y a deux étamines (insérées à la base de la corolle), et un ovaire à style souvent court et stigmate bilabié.

Les auteurs des travaux consacrés à la biologie florale des *Utricularia* ont avant tout décrit une pollinisation par l'intermédiaire d'insectes attirés par la couleur des fleurs (tache ou lignes colorées servant de guide sur le lobe inférieur de la corolle) et le nectar accumulé dans l'éperon. Cette pollinisation entomophile a été mise en relation avec les mouvements sensitifs des stigmates, analogues à ceux connus dans le genre *Mimulus* (*Scrophulariaceae*). KNUTH (1899) a donné une description détaillée de ce processus chez *Utricularia vulgaris* : selon cet auteur, lorsque la fleur est à l'anthèse, le lobe inférieur du stigmate se courbe vers le bas en même temps que s'ouvrent les anthères; la surface papilleuse du stigmate est alors présentée à l'insecte visiteur qui y dépose le pollen provenant d'une autre fleur; suite à ce contact le lobe

1. TAYLOR (1986) considère que le genre *Polypompholyx* Lehm. (calice à 4 lobes) est un sous-genre de *Utricularia*.

inférieur du stigmate se redresse et la surface papilleuse n'est plus accessible lorsque l'insecte se retire. Selon KNUTH, l'autofécondation spontanée n'est pas possible ou reste sans résultat car les fleurs autopollinisées donnent rarement des graines. KERNER (1891) avait auparavant fait les mêmes observations sur le genre *Pinguicula* (*Lentibulariaceae*) et a indiqué qu'elles s'appliquaient aussi aux *Utricularia*; cependant il estimait qu'au cas où il n'y aurait pas de visite d'insecte l'autogamie pouvait avoir lieu car les marges du stigmate touchent les anthères. HEGI (1914) a signalé que des *Utricularia* européens sont pollinisés par des Diptères et il décrivit un processus identique à celui exposé par KNUTH. Chez *Utricularia striatula*, en Afrique, KILLIAN (1953) a noté la présence de fleurs chasmogames et de Diptères pollinisateurs seulement lorsque l'éclairage était suffisant; les individus trop peu éclairés portaient « des fleurs cleistogames, de petite taille, qui donnaient toujours des graines viables, en état de germer ». TAYLOR (1977) a signalé que les fleurs des *Utricularia* sécrètent souvent du nectar, que des Diptères et des hyménoptères pollinisateurs ont été observés, mais que l'autopollinisation est toutefois probablement fréquente. PROCTOR & YEO (1973) ont fait un rapprochement entre les mouvements stigmatiques observés chez *Mimulus guttatus* et *Utricularia vulgaris*, et ont rappelé que cette dernière espèce est visitée par des abeilles. SCULTHORPE (1967) a signalé que les fleurs des *Utricularia* aquatiques sont entomophiles, et WEEDA (1988), sur des *Utricularia* hollandais, a fait des observations identiques à celles de KNUTH. Ainsi, il apparaît que la plupart des auteurs considèrent que les *Utricularia* sont pollinisés par l'intermédiaire des insectes, l'autogamie dans les fleurs chasmogames, si elle a lieu, n'étant qu'un palliatif se produisant rarement lorsque la pollinisation croisée n'est pas assurée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Cette étude a été effectuée sur 10 espèces d'*Utricularia* ayant divers modes de vie : épiphyte, terrestre, aquatique, sub-aquatique.

Trois espèces ont fait l'objet d'observations suivies sur le terrain; il s'agit de :

— *U. alpina* Jacq. (Fig. 1, *1*), espèce épiphyte d'Amérique tropicale, étudiée aux Petites Antilles (Guadeloupe, Dominique, Martinique) où des populations sont suivies depuis 1980. Des observations ont été effectuées à toutes les périodes de l'année. L'analyse d'individus mis en culture dans les serres du Muséum de Paris a permis de confirmer certaines observations faites sur le terrain.

— *U. gibba* L. (Fig. 1, *3*), espèce aquatique flottante, pantropicale; plusieurs populations de Guadeloupe et de Martinique ont été observées en toutes saisons depuis 1980.

— *U. uliginosa* Vahl (Fig. 1, *2*), espèce de l'Inde à l'Australie, enracinée et dressée, dans la boue des marécages et en bordure de mares et de rivières, parfois entièrement submergée. Plusieurs populations de Nouvelle-Calédonie ont été étudiées sur le terrain en janvier 1987 et novembre 1988.

Des observations plus ponctuelles ont été effectuées chez sept autres espèces :

— *U. jamesoniana* Oliver (Fig. 1, *4*), espèce épiphyte d'Amérique tropicale étudiée à la Martinique.

— *U. pusilla* Vahl, espèce d'Amérique tropicale étudiée à la Dominique; une seule population, composée de nombreux individus poussant sur un talus, dans la mousse humide en bordure d'un ruisseau, a été observée.

— *U. australis* R. Br., espèce aquatique de l'Ancien Monde, flottante, étudiée dans deux mares de la forêt de Sénart (région parisienne).

— *U. amethystina* Salzm. ex A. St. Hil. & Girard, *U. hispida* Lam. et *U. nana* A. St. Hil. & Girard, étudiés sur du matériel récolté en Guyane française et conservé dans l'alcool à 60°.

— *U. sandersonii* Oliver (d'Afrique du Sud), étudié sur du matériel en culture dans les serres de M. LECOUFLE à Boissy-Saint-Léger (France).



Fig. 1. — **1, Utricularia alpina** Jacq. ; **2, U. uliginosa** Vahl ; **3, U. gibba** L. ; **4, U. jamesoniana** Oliver. (Le trait d'échelle représente 1 cm pour la photo 1 et 4 mm pour les photos 2 à 4). — 1, 2, photos J. JÉRÉMIE ; 3, 4, photos A. RAYNAL-ROQUES.

OBSERVATIONS

Sur les 10 espèces étudiées, 9 ont montré un comportement identique en ce qui concerne le mode de pollinisation. Nous ne présentons donc en détail que les observations faites sur l'une d'entre elles, *Utricularia alpina*, dont de nombreuses populations ont été suivies depuis une dizaine d'années.

U. alpina est une espèce généralement épiphyte et muscicole. L'inflorescence est un racème portant 1-6 fleurs. Le calice est formé de 2 lobes soudés à la base, longs de 18-25 mm. La corolle est blanche, composée de 2 lèvres appliquées l'une contre l'autre : lèvre supérieure de 2-3 cm de diamètre; lèvre inférieure de 3-5 cm de diamètre portant une tache jaune sur le palais gibbeux, et munie d'un éperon (Fig. 1, *1*). Les 2 lèvres de la corolle délimitent une gorge entièrement fermée contenant 2 étamines d'environ 4 mm, et un ovaire d'environ 4,5 mm renfermant de très nombreux ovules; l'ovaire est surmonté d'un style très court et d'un stigmate bilabié : une lèvre supérieure, petite, 3-crénelée et une lèvre inférieure beaucoup plus grande, entière (Fig. 2, *1*; 3, *1*). Pour une description plus complète de cette espèce, la chorologie, l'écologie, la phénologie et la variabilité, voir TAYLOR (1954, 1976) et JÉRÉMIE & JEUNE (1985).

Les fleurs d'*Utricularia alpina* présentent des caractères pouvant être considérés comme des adaptations à la pollinisation entomophile : elles sont zygomorphes, labiées, de grande taille; la corolle est blanche avec une tache jaune sur la lèvre inférieure qui forme une plate-forme d'atterrissage et est munie d'un éperon. Cependant, elles ne sécrètent pas de nectar, elles sont inodores, le pollen n'est pas abondant et les lèvres de la corolle sont appliquées l'une contre l'autre fermant l'accès de la gorge renfermant les étamines et l'ovaire.

En écartant les lèvres de la corolle d'une fleur épanouie on voit les deux étamines cachant en partie l'ovaire surmonté du stigmate bilobé; le lobe inférieur est perpendiculaire à l'ovaire et sa marge est au contact des anthères (Fig. 2, *1*; 3, *1*). A ce stade, s'il est stimulé artificiellement, le lobe inférieur se relève très lentement et se rapproche du lobe supérieur (Fig. 2, *2*); ce mouvement dure environ 25 minutes. Il reviendra à sa position initiale, contre les anthères, environ 2 heures après la stimulation. Ce mécanisme, mis en relation avec la pollinisation croisée, n'est pas actionné dans la nature car, malgré de très longues observations à diverses périodes de l'année, nous n'avons jamais vu d'animaux diurnes ou nocturnes visitant les fleurs d'*Utricularia alpina* (JÉRÉMIE, 1987).

Au moment du déploiement de la corolle, la surface du lobe inférieur du stigmate apparaît brillante; elle est en effet couverte par un mince film d'une substance poisseuse produite en faible quantité [1]. Après la déhiscence des anthères — qui se trouvent au contact du lobe inférieur du stigmate — les grains de pollen, agglutinés par cette substance stigmatique, demeurent dans les loges et dans la plupart des cas germent sur place. De nombreux tubes

1. On considère qu'il existe deux types de stigmates : les stigmates secs et les stigmates humides (VOGEL, 1983; DUMAS, 1984), ces derniers étant recouverts d'une sécrétion liquide au moment de la pollinisation. Chez *U. alpina*, l'analyse de cette substance, selon la technique de BAKER et al. (1973), a montré qu'elle est riche en sucres (en particulier en glucose) et en protéines, et dépourvue de lipides (analyse effectuée par D. LOBREAU-CALLEN).

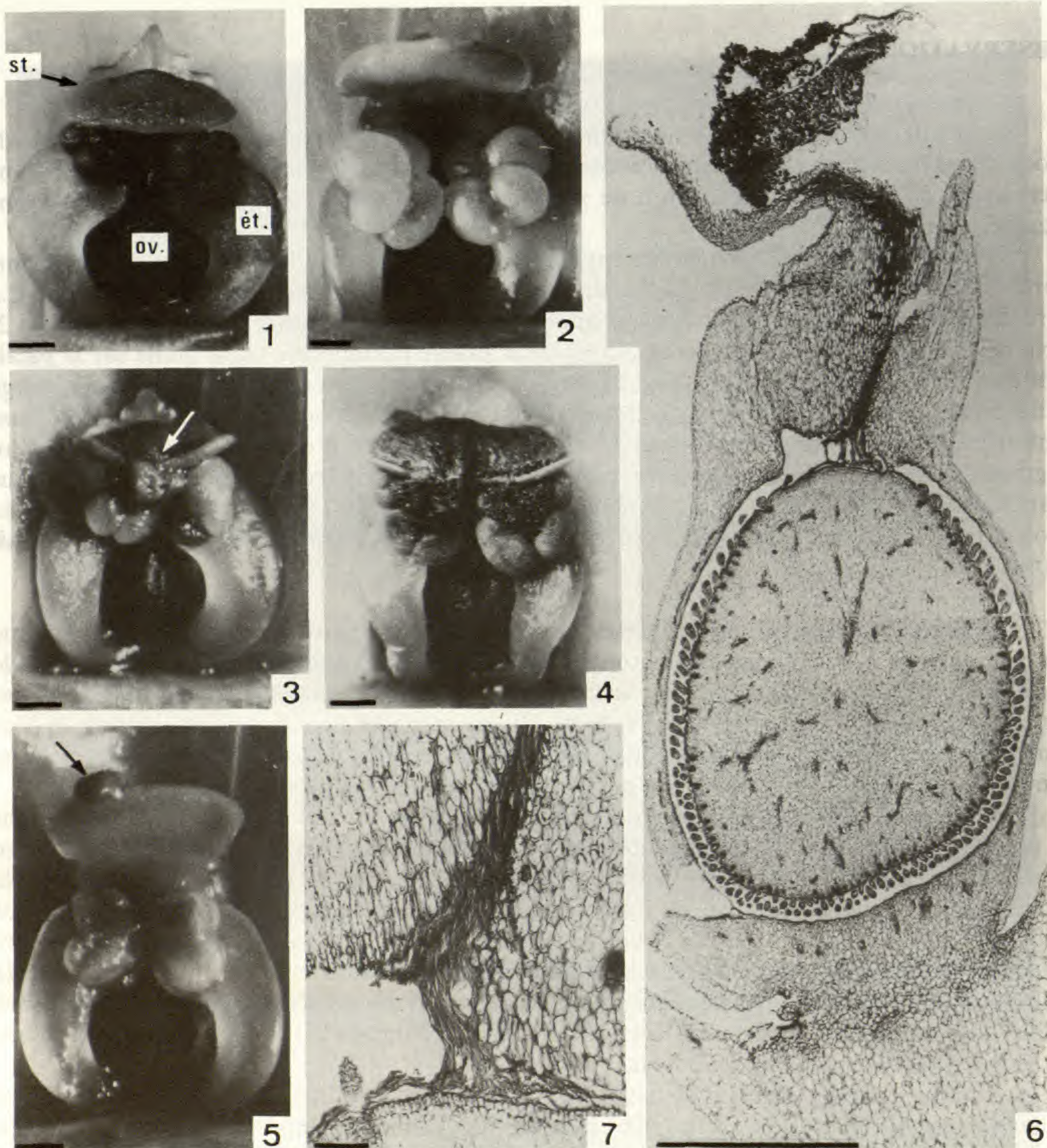


Fig. 2. — **Utricularia alpina** Jacq. : **1**, étamines (ét.), ovaire (ov.) et stigmate (st.) vus en écartant les lobes de la corolle ; le lobe inférieur du stigmate est au contact des anthères ; **2**, relèvement du lobe inférieur du stigmate après stimulation artificielle ; **3**, amas de pollen (flèche) en début de germination ; **4**, stade ultérieur, tubes polliniques sur le lobe inférieur du stigmate ; **5**, lobe inférieur du stigmate relevé après stimulation artificielle et ayant entraîné un amas de pollen (flèche) en début de germination ; **6**, coupe longitudinale d'un ovaire montrant l'amas de pollen germé sur le lobe inférieur du stigmate et le trajet des tubes polliniques jusqu'aux ovules ; **7**, détail montrant des tubes polliniques à l'arrivée au sommet de la loge de l'ovaire. (Le trait d'échelle représente 1 mm pour les photos 1 à 6 et 0,1 mm pour la photo 7).

polliniques glissent sur le lobe inférieur du stigmate (Fig. 2, *4*), pénètrent dans le style, arrivent dans la loge ovarienne et rejoignent les ovules (Fig. 2, *6*, *7*). La germination peut concerner le pollen des deux anthères, ou celui d'une seule anthère, mais peut aussi ne pas se produire. Lorsqu'elle a lieu, et que les tubes polliniques ont pénétré dans l'ovaire, une stimulation du lobe inférieur du stigmate reste le plus souvent sans effet; il n'y a plus de mouvement de redressement car le stigmate est devenu solidaire des anthères par l'intermédiaire de l'amas de pollen germé. Parfois le mouvement se produit tout de même si le stigmate emporte une partie ou la totalité de la masse pollinique (Fig. 2, *5*).

Une dizaine de jours après l'ouverture de la fleur la corolle tombe, entraînant les étamines qui sont fixées à sa base. L'amas de pollen germé reste accroché sur le lobe inférieur du stigmate pendant la croissance de l'ovaire fécondé et on peut l'observer, desséché, au sommet de la plupart des fruits (Fig. 3, *2*). Les graines sont très nombreuses, petites, fusiformes, et dispersées après déhiscence de la capsule par une fente longitudinale à la base. Il arrive que les graines ne soient pas libérées, et nous en avons observé à plusieurs reprises qui germaient sur place, à l'intérieur de la capsule. La germination des graines n'a pu être obtenue en culture.

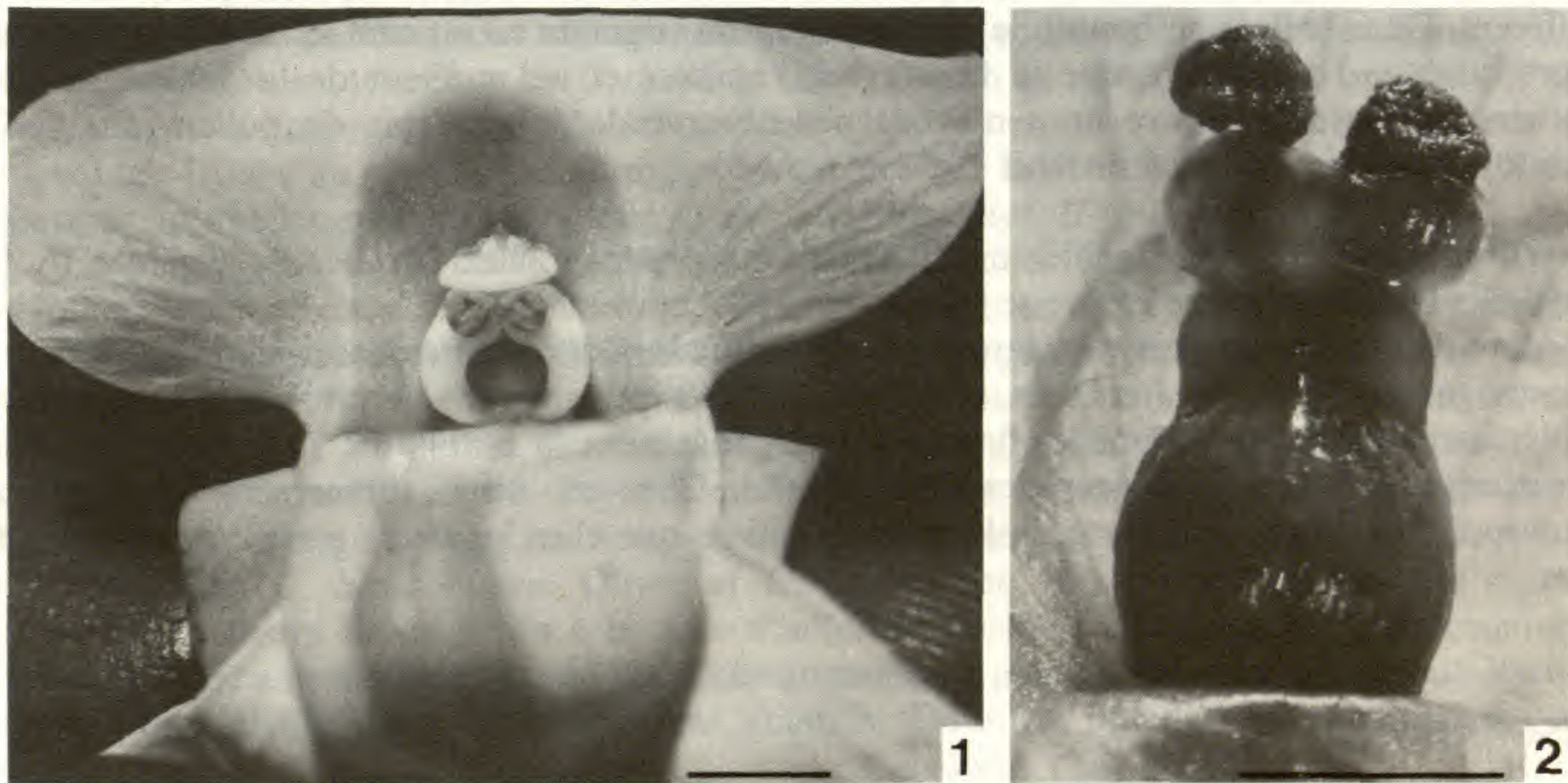


Fig. 3. — **Utricularia alpina** Jacq. : **1**, étamines à anthères déhiscentes, ovaire et stigmate, vus en écartant les lobes de la corolle; le lobe inférieur du stigmate est au contact des grains de pollen; **2**, jeune fruit conservé dans l'alcool; après la chute de la corolle et des étamines les amas de pollen germé restent fixés sur le lobe inférieur du stigmate. (Les traits d'échelle représentent 4 mm).

Dans la nature, des fleurs d'*U. alpina* ont été isolées avant le déploiement de la corolle en les entourant de gaze. Dans la plupart des cas une autopollinisation s'est produite, des fruits se sont développés et ont donné des graines. D'autres fleurs ont été castrées par ablation des étamines avant la déhiscence des anthères; il s'est produit un développement réduit de l'ovaire, mais les ovules ne se sont pas transformés en graines et se sont desséchés. Enfin, certaines

fleurs ont été castrées comme précédemment et du pollen provenant d'autres individus a été déposé sur le lobe inférieur du stigmate; dans de rares cas il y a eu germination du pollen et formation de quelques graines, mais le plus souvent le pollen s'est desséché sur le stigmate sans germer.

Des observations sur le mode de pollinisation ont aussi été effectuées sur le terrain pour 4 autres espèces d'*Utricularia* : *U. gibba, U. uliginosa, U. jamesoniana* et *U. pusilla*. Comme pour *U. alpina*, nous avons noté : l'absence d'animaux pollinisateurs; un mouvement stigmatique à la suite de stimulations artificielles; un contact entre les anthères et le lobe inférieur du stigmate; la germination du pollen après la déhiscence des anthères, puis la pénétration des tubes polliniques à travers le style jusqu'aux ovules; la production de fruits et de graines viables. Sur des échantillons (conservés dans l'alcool) de *U. amethystina, U. hispida* et *U. nana* nous avons fait les mêmes constatations : l'autopollinisation se produit et aboutit à la formation de fruits. Il en est de même en ce qui concerne les fleurs de *U. sandersonii* cultivé en serre et suivi par M. Lecoufle; autopollinisées de la même manière, elles ont donné des capsules renfermant des graines fertiles.

Parmi les espèces étudiées sur le terrain, seul *U. australis* a montré un comportement différent. Dans la fleur en bouton le lobe inférieur du stigmate est en contact avec les anthères, alors qu'il ne l'est pas lorsque la fleur est à l'anthèse et au moment de la déhiscence des anthères. Chez cette espèce nous n'avons pas observé de germination du pollen, donc pas d'autopollinisation, et aucun fruit n'a été trouvé.

Il convient enfin de signaler une particularité observée chez *Utricularia uliginosa*. A la Nouvelle-Calédonie, cette espèce se rencontre le plus souvent dans la boue de marécages et en bordure de certaines mares et rivières; elle présente alors des inflorescences aériennes à fleurs chasmogames (Fig. 1, *2*). Dans certaines stations nous avons trouvé des populations entièrement submergées dont les fleurs sont cleistogames : la corolle ne se déploie pas; elle demeure enfermée à l'intérieur des deux sépales. Chez ces fleurs submergées cleistogames l'autopollinisation se manifeste de la même manière que chez les fleurs aériennes chasmogames.

DISCUSSION

De nombreux auteurs ont considéré que les *Utricularia* sont en général pollinisés par des insectes (Kerner, 1891; Knuth, 1899; Silén, 1906; Killian, 1953; Proctor & Yeo, 1973; Sculthorpe, 1967; Weeda, 1988), et que l'autopollinisation ne peut éventuellement se produire que si la pollinisation croisée n'a pas lieu (Kerner, 1891) ou chez les fleurs cleistogames de certaines espèces (Killian, 1953; Taylor, 1964). Cette pollinisation entomophile a généralement été mise en relation avec les mouvements sensitifs du stigmate, et chez certaines espèces (*U. vulgaris, U. striatula*, par ex.) visitées par des abeilles ou des Diptères elle se produit probablement. Il en est de même chez plusieurs espèces de *Pinguicula* (autre genre de *Lentibulariaceae*), *P. vulgaris* en particulier (Kerner, 1902; Proctor & Yeo, 1973; Weeda, 1988), chez lesquelles, comme pour le genre *Utricularia*, l'autogamie peut se produire

en l'absence de pollinisateurs. HAGERUP (1951) a constaté qu'aux îles Faeroe, particulièrement pluvieuses et pauvres en insectes, *Pinguicula vulgaris* est régulièrement autogame.

Rien ne permet de supposer que les populations d'*Utricularia* que nous avons étudiées sur le terrain sont visitées par des insectes pollinisateurs. Nous avons montré qu'elles sont (sauf *U. australis*) autopollinisées et autogames, qu'il s'agisse de plantes épiphytes ou aquatiques, à grandes ou à petites fleurs. Chez *U. australis* l'autopollinisation ne se produit pas car il n'y a aucun contact, lorsque la fleur est à l'anthèse, entre les anthères et le lobe inférieur du stigmate. Cette espèce ne donne ni fruits ni graines[1] (comm. pers. de P. TAYLOR à ASTON, 1973; TAYLOR, 1977; WEEDA, 1988) alors que *U. vulgaris*, qui lui est morphologiquement très proche et avec lequel elle est souvent confondue, fructifie régulièrement dans la nature. Cette différence de comportement est surprenante, et WEEDA (1988) a suggéré que *U. australis* pourrait être un hybride stérile entre *U. vulgaris* et une autre espèce d'*Utricularia*.

La taille des fleurs des *Utricularia* étudiés est très variable. *U. alpina* présente des grandes fleurs atteignant 5 cm de diamètre; *U. uliginosa* et *U. gibba* possèdent des petites fleurs de 3-5 mm de diamètre; *U. australis* (et *U. vulgaris*) ont des fleurs de 15-20 mm de diamètre. Il est généralement admis (ORNDUFF, 1969; PROCTOR & YEO, 1973; BAWA, 1987) que dans un même genre (ou des genres proches) chez lequel existent l'autopollinisation et la pollinisation croisée, les espèces à grandes fleurs sont surtout xénogames alors que les espèces à petites fleurs sont le plus souvent autogames. Chez les *Utricularia* cette relation ne paraît pas pouvoir être établie. Dans ce genre l'autogamie semble se produire chez les espèces dont le lobe inférieur du stigmate se trouve au contact des étamines au moment de la déhiscence des anthères. C'est le cas pour toutes les espèces que nous avons étudiées, sauf *U. australis*.

Le phénomène de la cleistogamie est fréquent chez les *Utricularia*. TAYLOR (1964) le signale chez *U. subulata* L. et *U. cornuta* Michaux, espèces terrestres chez lesquelles certaines populations renferment des individus à fleurs chasmogames et des individus à fleurs cleistogames; en Afrique et en Amérique du Nord, il a observé, dans chaque population, une série continue entre les petites fleurs cleistogames et les grandes fleurs chasmogames de *U. subulata*. *U. viscosa* Oliver, de Guyane, montre aussi un passage continu depuis les fleurs cleistogames submergées jusqu'aux fleurs chasmogames émergées (comm. pers. de A. RAYNAL-ROQUES). Chez *U. benjaminiana* Oliver et *U. hydrocarpa* Vahl, TAYLOR (1964) a signalé l'existence de fleurs cleistogames à la base d'inflorescences portant des fleurs chasmogames. KILLIAN (1953) a noté l'existence de fleurs cleistogames de petite taille chez *U. striatula* Barnh. lorsque les individus sont insuffisamment éclairés. Dans les populations submergées d'*U. uliginosa* que nous avons observées à la Nouvelle-Calédonie c'est l'eau qui est un obstacle à l'ouverture des fleurs car, dans la même localité, des individus dont les inflorescences sont hors de l'eau portent tous des fleurs chasmogames. De nombreuses hydrophytes entièrement submergées possèdent des fleurs cleistogames régulièrement autopollinisées (SCULTHORPE, 1967). Il est admis que chez de telles fleurs une bulle de gaz est maintenue autour des organes reproducteurs par le périanthe et que l'autopollinisation s'effectue sans que les grains de pollen soient en contact avec l'eau (SCULTHORPE, 1967; PHILBRICK, 1988).

Nous avons montré que l'autofécondation se produit aussi chez les fleurs chasmogames de la plupart des espèces étudiées. Il s'agit bien d'autogamie, et non d'agamospermie (formation

1. CASPER & KRAUSCH (1981) signalent que les capsules de *U. australis* sont globuleuses, de 4 mm de diamètre, mais précisent que la fructification ne se produit pas en Europe centrale, région concernée par leur étude.

de graines et d'embryons de manière asexuée), puisque les fleurs chez lesquelles le pollen ne germe pas, ou celles dont nous avons coupé les étamines (chez *U. alpina*), ne donnent pas de graines fertiles.

On connaît de nombreux exemples d'espèces normalement xénogames chez lesquelles l'autogamie se produit lorsqu'il y a rupture de l'association insecte-fleur par absence ou rareté des pollinisateurs (HAGERUP, 1951 ; PROCTOR & YEO, 1973). Chez les *Lentibulariaceae* une telle autopollinisation de remplacement se produit : dans le genre *Pinguicula*, PROCTOR & YEO (1973) ont signalé que *P. vulgaris* est visité principalement par des mouches dans les Alpes alors que, selon WILLIS & BURKILL (1903) et HAGERUP (1951), il est rarement visité par des insectes et apparemment régulièrement autopollinisé en Europe du Nord-Ouest. Plusieurs observations ont été faites par ces mêmes auteurs chez de nombreuses espèces. Par analogie, bien que les *Utricularia* suivis sur le terrain (*U. alpina, U. gibba* et *U. uliginosa*) soient autogames, il ne peut être totalement exclu que ces espèces soient visitées par des insectes, et xénogames, dans d'autres régions.

Nous avons établi que chez de nombreuses espèces d'*Utricularia* les fleurs, bien que présentant plusieurs caractères considérés comme des adaptations à la pollinisation croisée par l'intermédiaire des insectes, sont régulièrement autopollinisées. Chez ces espèces les mouvements sensitifs du stigmate ne sont d'aucune utilité pour la pollinisation et peuvent être considérés dans ce genre comme un caractère ancestral. Pour plusieurs groupes de plantes il est généralement admis que les espèces autopollinisées dérivent d'ancêtres à pollinisation croisée, l'évolution s'étant donc manifestée de la xénogamie vers l'autogamie (STEBBINS, 1957 ; LLOYD, 1965 ; ORNDUFF, 1969 ; WYATT, 1983). Par l'autopollinisation, une population se trouve isolée génétiquement, devient de plus en plus homozygote, acquiert des caractéristiques permettant une adaptation à des niches écologiques particulières (LLOYD, 1965) et est capable de coloniser de nouveaux biotopes à partir d'une seule semence (BAKER, 1955). C'est probablement parce que *Utricularia alpina* est une espèce autogame aux Petites Antilles qu'une nouvelle population, morphologiquement et biologiquement différente de la population parentale, a pu, sans isolement géographique, s'établir et se maintenir dans un biotope particulier (JÉRÉMIE & JEUNE, 1985).

REMERCIEMENTS : Ce travail a pu être réalisé grâce aux missions effectuées dans le cadre des actions spécifiques du Muséum national d'Histoire naturelle aux Petites Antilles et à la Nouvelle-Calédonie. Je remercie vivement : R. D. HOOGLAND pour la traduction de plusieurs articles et du résumé ; H. S. MACKEE qui m'a communiqué diverses informations sur les *Utricularia* de la Nouvelle-Calédonie ; M. LECOUFLE qui m'a fait part d'observations faites sur des espèces cultivées dans ses serres à Boissy-Saint-Léger ; D. LOBREAU-CALLEN et Y. VEYRET qui m'ont aidé à réaliser certaines photographies ; Th. DEROIN pour l'exécution des coupes anatomiques ; M. NARFIN qui m'a ramené du matériel vivant de la Martinique ; M. CHALOPIN et N. D'AMICO pour le tirage des photographies ; B. JEUNE pour les nombreux et fructueux échanges de vues que nous avons eus ; C. DUPUIS, A. RAYNAL-ROQUES et P. TAYLOR qui ont accepté de lire et corriger le texte initial.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, W. R., 1980. — Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207 : 892-893.

ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic plants of Australia.* Melbourne University Press, Carlton.

BAKER, H. G., 1955. — Self-compatibility and establishment after « long-distance » dispersal. *Evolution* 9 : 347-349.

BAKER, H. G., BAKER, I. & OPLER, P., 1973. — Stigmatic exudates and pollination. *In* : BRANTJES, N. B. M. & LINSKENS, H. F., *Pollination and dispersal* : 47-60, Univ. Nijmegen Press.

BAWA, K. S., 1987. — Evolution of flower size and floral ratios. *XIV International Botanical Congress, Abstracts*, p. 372, Berlin.

BAWA, K. S. & BEACH, J. H., 1981. — Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 254-274.

CASPER, S. J. & KRAUSCH, H.-D., 1981. — Pteridophyta und Anthophyta 2. *In* : ETTL, H., GERLOFF, J. & HEYNIG, H. *Süsswasserflora von Mitteleuropa* 24, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

DARWIN, C., 1876. — *The effects of cross and self fertilisation in the Vegetable Kingdom.* Murray, London.

DARWIN, C., 1877. — *The different forms of flowers on plants of the same species.* Murray, London.

DUMAS, C., 1984. — Ecologie florale et pollinisation. *In* : PESSON, P. & LOUVEAUX, J., *Pollinisation et productions végétales* : 31-46, INRA, Paris.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L., 1971. — *The principles of pollination ecology.* Pergamon Press, Oxford, etc.

GOEBEL, K., 1928. — *Organographie der Pflanzen* 1 : 126-132. Fischer, Jena.

GRANT, V., 1958. — The regulation of recombination in plants. *Gold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.* 23 : 337-363.

GRANT, V. & FLAKE, R. H., 1974. — Population structure in relation to cost of selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 17 : 1670-1671.

HAGERUP, O., 1951. — Pollination in the Faroes - in spite of rain and the poverty of insects. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 18 : 1-48.

HAGERUP, O., 1954. — Autogamy in some drooping Bicornes flowers. *Bot. Tisskr.* 51 : 103-116.

HARDER, R., 1963. — Blütenbildung durch tierische Zusatznahrung und andere Faktoren bei Utricularia exoleta R. Braun. *Planta* 59 : 459-471.

HEGI, G., 1914. — *Flora von Mittel-Europa* 6 (1).

JÉRÉMIE, J., 1987. — Stigmatic movements and self-pollination in Utricularia alpina Jacq. (Lentibulariaceae). *XIV International Botanical Congress, Abstracts*, p. 373, Berlin.

JÉRÉMIE, J. & JEUNE, B., 1985. — Un cas probable de spéciation sympatrique chez Utricularia alpina Jacq. (Lentibulariaceae) aux Petites Antilles. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 7 (3) : 213-237.

KERNER VON MARILAUN, A., 1891. — *Flanzenleben* 2.

KERNER VON MARILAUN, A., 1902. — *The natural history of plants.* Trans. F. W. Oliver, Blackie, London.

KILLIAN, C., 1953. — Contribution à l'étude de la biologie de quelques Utricularia tropicaux. *Bull. IFAN* 15 : 72-82.

KNIGHT, T., 1799. — Experiments on the fecundation of vegetables. *Phil. Trans. R. Soc.* 89 : 195-204.

KNUTH, P., 1899. — *Handbuch der Blütenbiologie.* II. Leipzig.

LEVIN, D. A., 1972. — Competition for pollinator service : a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26 : 668-669.

LLOYD, D. G., 1965. — Evolution of self-compatibility and racial differentiation in Leavenworthia (Cruciferae). *Contrib. Gray Herbarium Harv. Univ.* 21 (195) : 3-134.

LLOYD, F. E., 1942. — *The carnivorous plants.* Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts.

MCINTYRE, W. G. & CHRYSLER, M. A., 1943. — The morphological nature of the photosynthetic organs of Orchyllium endresii (Utricularia endresii) as indicated by their vascular structure. *Bull. Torrey Bot. Club* 70 : 252-260.

NICKRENT, D. L. & MUSSELMAN, L. J., 1979. — Autogamy in the american strain of witchweed, Striga asiatica (Scrophulariaceae). *Brittonia* 31 : 253-256.

ORNDUFF, R., 1969. — Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18 : 121-133.

PHILBRICK, C. T., 1983. — Aspects of floral biology in three species of Potamogeton (Pondweeds). *Michigan Bot.* 23 : 35-38.

PHILBRICK, C. T., 1988. — Evolution of underwater outcrossing from aerial pollination system : a hypothesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75 : 836-841.

PHILBRICK, C. T. & ANDERSON, G. J., 1987. — Implications of pollen/ovule ratio and pollen size for the reproductive biology of Potamogeton and autogamy in aquatic angiosperms. *Syst. Bot.* 12 : 98-105.

PROCTOR, M. & YEO, P., 1973. — *The pollination of flowers.* Collins, London.

RALSTON, D. M., RICHES, C. R. & MUSSELMAN, L. J., 1987. — Morphology and hosts of three Striga species (Scrophulariaceae) in Botswana. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris,* 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia,* 9 (2) : 195-215.

SCULTHORPE, C. D., 1967. — *The biology of aquatic vascular plants.* St. Martin's Press, New York.

SILÉN, F., 1906. — Blombiologiska iakttagelser i södra Finland. Meddeland. *Soc. Fauna Fl. Fenn.* 32 : 120-134.

SOLBRIG, O. T., 1976. — On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 : 262-276.

SPRENGEL, C. K., 1793. — *Das Entdecke Geheimniss der Natur in Bau und in der Befruchtung der Blumen.* Berlin.

STEBBINS, G. L., 1957. — Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Nat.* 41 : 337-354.

TAYLOR, P., 1954. — Lentibulariaceae. *Flora of Trinidad and Tobago* 2 : 288-300.

TAYLOR, P., 1964. — The genus Utricularia L. (Lentibulariaceae) in Africa (South of the Sahara) and Madagascar. *Kew Bull.* 18 : 1-245.

TAYLOR, P., 1976. — Lentibulariaceae. *In* Flora of Panama, part IX. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 : 565-580.

TAYLOR, P., 1977. — Lentibulariaceae. *Flora Malesiana,* ser. I, 8 (2) : 275-300.

TAYLOR, P., 1986. — New taxa in Utricularia (Lentibulariaceae). *Kew Bull.* 41 (1) : 1-18.

VOGEL, S., 1983. — Ecophysiology of zoophilic pollination. *In* : LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. & ZIEGLER, H., *Encyclopedia of plant physiology,* New series, 12 C, Physiological Plant Ecology III : 560-624, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

UPHOF, J. C. T., 1938. — Cleistogamous flowers. *Bot. Rev.* 4 : 21-49.

WEEDA, E. J., 1988. — *Nederl. Oecol. Flora* 3. 304 p., Amsterdam.

WILLIS, J. C. & BURKILL, I. H., 1903. — Flowers and insects in Great Britain. Part III. Observations on the most specialized flowers of the Clova Mountains. *Ann. Bot.* 17 : 539-570.

WYATT, R., 1983. — Pollination-plant interactions and the evolution of breeding systems. *In* : REAL, L., *Pollination Biology* : 51-95, Academic Press, Orlando.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 11, 1989,
section B, Adansonia, n° 1 : 29-38.

Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXIV.

J. Bosser

Résumé : Description de 2 espèces nouvelles de *Bulbophyllum* et d'un *Angraecum* nouveau de Madagascar, d'un *Calanthe* nouveau et d'une variété nouvelle d'*Aeranthes tenella* des Mascareignes; synonymies nouvelles dans les genres *Bulbophyllum* et *Aeranthes*.

Summary : Description of two new species of *Bulbophyllum* and one of *Angraecum* from Madagascar, a new species of *Calanthe* and a new variety of *Aeranthes tenella* from Mascarene islands; new synonyms in *Bulbophyllum* and *Aeranthes*.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Bulbophyllum moratii Bosser, *sp. nov.* — Fig. 1.

Species ad sectionem Pachychlamys Schltr. *pertinens ; a speciebus cognitis sectionis differt pseudobulbis grandibus, foliis latis, spica multiflora, floribus grandioribus.*

Pseudobulbi cylindrici, bifoliati, 7-9 × 0,8-1,3 cm. Folia obovata vel oblonga, 17-20 × 5-6 cm. Inflorescentiae cylindricae, 12-17 × 2-2,5 cm. Sepala trinervia. Sepalum intermedium concavum, ovatum, acutum, 0,9-1 × 0,3 cm. Sepala lateralia libera, oblique ovata, 0,9-1,1 × 0,5-0,6 cm. Petala triangularia, uninervia, 8-9 × 3,5-4 mm. Labellum carnosum, linguiforme, 5 × 3 mm, basi bicarinatum. Columna 4 mm alta, crassa, stelidiis triangularibus, acutis, alis columnae sub stelidiis lobo deltoideo instructis. Anthera hemispherica, 1,5 mm lata, apice emarginata, superne in appendicem carnosem rotundatam producta.

Type : *Morat 4947*, Madagascar, environs de Iaraka, presqu'île de Masoala, 1000 m, mai 1975 (holo-, P!).

Plante épiphyte, à rhizome robuste, couvert, jeune, de gaines finement membraneuses, tubuleuses, tronquées ou arrondies au sommet, longues de 10-12 mm, presque aussi longues que les entre-nœuds. Pseudobulbes diphylles, cylindriques, jaunâtres sur le sec, presque entièrement couverts au stade jeune par 4-5 gaines tubuleuses, imbriquées, membraneuses, arrondies au sommet, la supérieure, la plus longue, atteignant 7 cm, se désagrégeant précocement. Feuilles étroitement obovales ou oblongues, coriaces, planes, à nervure médiane canaliculée sur la face supérieure, saillante dessous; nervures secondaires nombreuses et fines, sur le sec saillantes sur les 2 faces; sommet arrondi, faiblement échancré, base rétrécie en un pseudopétiole long de 1,5-2 cm, comprimé latéralement et canaliculé sur la face supérieure. Inflorescences naissant sur le rhizome à la base des pseudobulbes, dépassant peu le pseudobulbe et ses feuilles. Epis cylindriques, à fleurs nombreuses et densément groupées : axe glabre, charnu, plus épais que le sommet du pédoncule, de 7-8 mm de diamètre à la base, atteignant au-dessus 10-12 mm. Bractées florales jaunes, 5-9-nervées, à nervure médiane

saillante sur le dos, concaves, finalement écartées de l'axe. Pédoncules robustes, longs de 14-16 cm, à 4-5 gaines membraneuses, tubuleuses, longues de 1,5-2 cm, obliques au sommet, carénées sur le dos, plus courtes que les entre-nœuds. Fleurs peu exsertes des bractées, glabres; ovaire trigone, obconique, canaliculé, long de 2,5-3 mm; pièces florales charnues; ovaire et sépales extérieurement piquetés de violet; sépales jaune rosé; pétales blancs, bordés de violet; labelle jaune, linguiforme, portant, sur la moitié inférieure, sur le dessus, 2 crêtes saillantes, étroites, assez hautes, crénelées, encadrant une canalicule centrale longitudinale décroissant vers le sommet, celui-ci arrondi et épais; pétales à marges faiblement denticulées, surtout vers la base.

Une des plus grandes espèces de *Bulbophyllum* de l'île, très caractéristique. Je la rattache à la sect. *Pachychlamys* Schltr. dont elle a les principaux caractères. Dans cette section, elle se distingue par sa robustesse, la taille de ses pseudobulbes et de ses feuilles, surtout leur largeur, son épi multiflore cylindrique. Par le port, elle rappelle les espèces de la section *Alcistachys* Schltr. mais n'a pas les pseudobulbes le plus souvent aplatis de cette section, ni l'anthère munie d'un rostre important vers l'avant.

Elle n'est connue que par une seule récolte faite par P. MORAT, dans la forêt ombrophile de moyenne altitude, dans la presqu'île du Masoala.

Bulbophyllum lecouflei Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2.

Species ad sectionem Calamaria Schltr. *pertinens,* B. cirrhoglossi H. Perr. *affinis; differt petalis angustis acicularibus, glabris, labello lobo mediano glabro elongato, lobis basalibus margine ciliatis.*

Pseudobulbi subrotundati, aplanato-biconvexi, bifoliati, 2 × 2 cm. Folia oblonga, 5,5-6 × 1,8-2,2 cm. Inflorescentiae ca. 20 cm longae; rachis incrassata, 3,5-7 cm longa. Flores trifarii. Bracteae ovatae, 0,9-1 cm longae, flores occultantes. Sepala uninervia, 6-7 × 2 mm, lateralia libera. Petala uninervia, linearia, 5 × 0,5 mm. Labellum carnosum, 4,5-5 mm longum, lobis basalibus erectis, margine versum lobum medium ciliato, lobo medio linguiforme, glabro, apice rotundato. Columna crassa, 4 mm alta; stelidiis linearibus, valde recurvatis. Anthera hemispherica, 1 mm lata, apice rostrata.

TYPE : *M. Lecoufle 15762*, Madagascar, Ambodirafia, Ambohitralanana, Sud d'Antalaha, sept. 1984 (holo-, P!).

Plante épiphyte, à rhizome ligneux, de 4-5 mm de diamètre. Pseudobulbes diphylles, verts, aplatis subcirculaires, à bords aigus, lisses, un peu bombés dans la partie médiane sur la face inférieure. Feuilles épaisses, coriaces, vert sombre et luisantes dessus, obtuses au sommet, rétrécies sur la base; nervure médiane un peu saillante sur la face inférieure. Inflorescences dépassant longuement les feuilles, pendantes. Pédoncules long de 15-17 cm, à 5-6 gaines tubuleuses, membraneuses, longues de 0,8-1 cm, arrondies au sommet, beaucoup plus courtes que les entre-nœuds. Racèmes à axe épaissi-charnu, rose violacé à violet, glabre, verruculeux, de longueur variable, 3,5-7 cm, ou plus; bractées vert jaunâtre pâle, naviculaires, à sommet arrondi, longues de 0,9-1 cm. Fleurs insérées sur 3 rangs; rachis plan ou un peu excavé au niveau des fleurs. Ovaire rose violacé, glabre, canaliculé, long de 2-2,5 mm, muni, sous le pétale, d'une dent aiguë. Sépale médian naviculaire, 6-7 × 2 mm, aigu à sub-apiculé, 1-nervé, un peu rosé. Sépales latéraux un peu dissymétriques, 7 × 2 mm, rose violacé sur la face interne. Pétales aciculaires, un peu falciformes, 5 × 0,5 mm, 1-nervé, un peu rosés, soudés à la base à la dent de l'ovaire. Labelle relevé contre la colonne, courbé, rouge violacé foncé, trilobé,

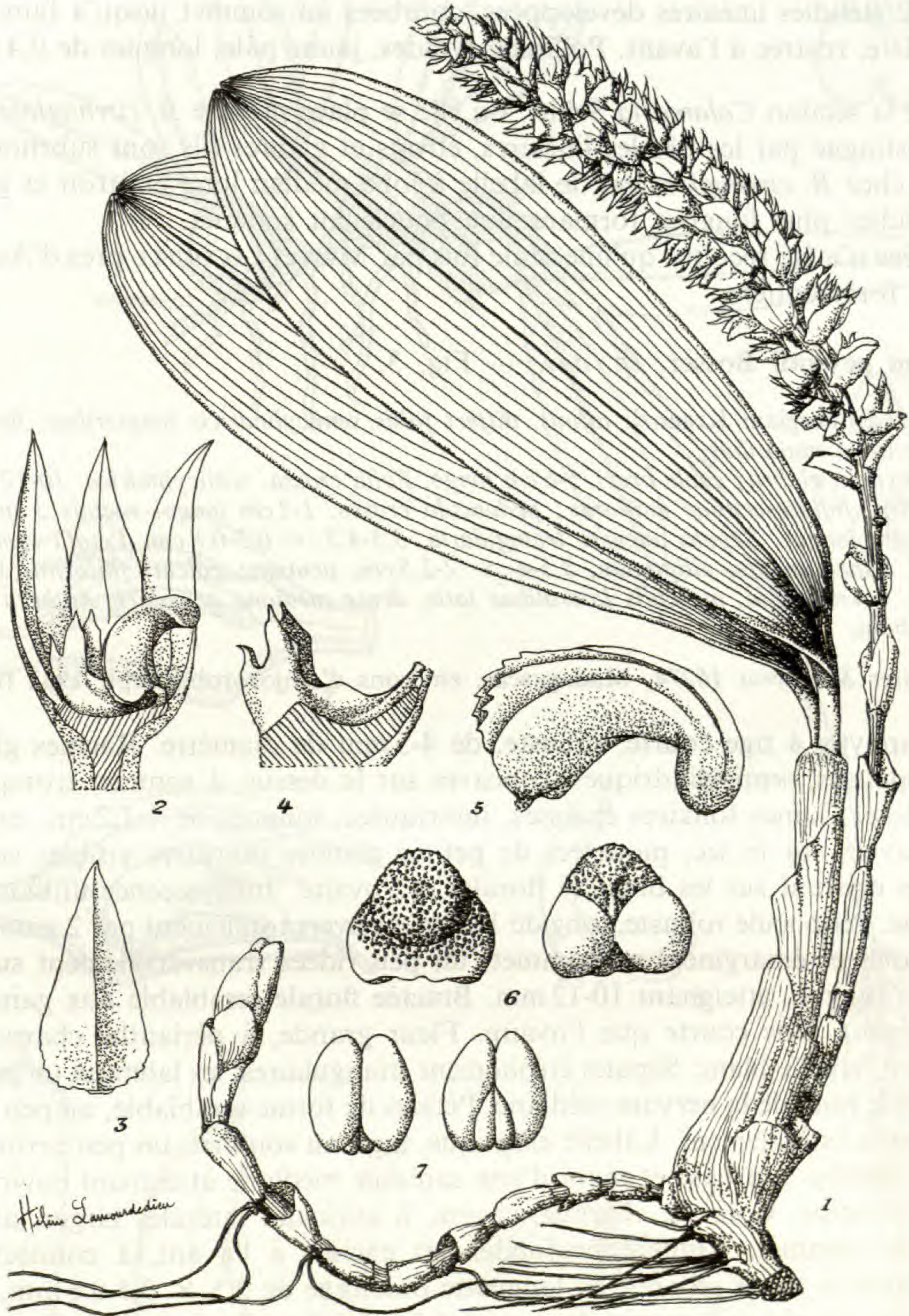


Fig. 1. — **Bulbophyllum moratii** Bosser : **1**, rameau fleuri × 5/9 ; **2**, fleur, un sépale latéral et un pétale enlevés × 3 ; **3**, pétale × 3 ; **4**, colonne, vue latérale × 6 ; **5**, labelle, profil × 6 ; **6**, anthère, vue du dessus et de dos × 10 ; **7**, pollinies × 14. (1-7, *Morat 4947*, P).

le lobe médian épais, linguiforme, les lobes latéraux dressés, un peu ciliés sur leur bord du côté antérieur, présence d'une carène médiane peu marquée sur la moitié basale. Colonne charnue, blanchâtre, à 2 stélidies linéaires développées, courbées au sommet jusqu'à faire une boucle. Anthère brunâtre, rostrée à l'avant. Pollinies ovoïdes, jaune pâle, longues de 0,4 mm environ.

Espèce de la section *Calamaria* Schltr. où elle se place près de *B. cirrhoglossum* H. Perr., dont elle se distingue par les pétales linéaires, étroits et glabres (ils sont subrhombiques et à marges ciliées chez *B. cirrhoglossum*), le labelle à lobe médian long et étroit et glabre sur les bords, les stélidies plus longues formant une boucle au sommet.

Cette espèce n'a été récoltée qu'une seule fois par Marcel LECOUFLE près d'Antalaha, dans un vestige de forêt côtière.

Angraecum peyrotii Bosser, *sp. nov.* — Fig. 3.

Species A. rutenbergiani Kraenzl. *affinis, differt foliis semicylindricis longioribus, floribus, bracteis floralibus et fructibus majoribus.*

Herba epiphytica, glabra ; caule brevi, 5-6 cm longo. Folia crassa, semicylindrica, 10-12 cm longa, 0,7-0,8 cm in diametro. Inflorescentiae uniflorae ; pedunculo crasso, 1-2 cm longo, vaginis 3 imbricatis tecto. Bracteae 15-18 mm longae. Sepala anguste triangularia, 3,5-4,5 × 0,5-0,8 cm. Petala sepalis subsimilia, paullo breviora. Labellum late ellipticum, 3,5-4 × 2-2,5 cm, acutum ; calcari filiformi, 10-15 cm longi. Columna crassa, 3-4 mm alta, auriculis lateralibus latis, dente mediano aciculari. Anthera gibbosa, 4 × 3 mm, ante bilobata.

TYPE : *Bosser & Peyrot 16274*, Madagascar, environs d'Anjozorobe, sept. 1962 (holo-, P!).

Plante épiphyte, à tige courte, robuste, de 4-5 mm de diamètre. Racines glabres, lisses. Feuilles 6-8, épaisses, semicylindriques, concaves sur le dessus, à sommet tronqué, bilobulé ; base non rétrécie. Gaines foliaires épaisses, imbriquées, longues de 1-1,2 cm, carénées sur le dos, striées-nervées sur le sec, piquetées de petites glandes noirâtres visibles sur le sec, ces mêmes glandes existant sur les bractées florales et l'ovaire. Inflorescence uniflore, perçant la base de la gaine. Pédoncule robuste, long de 1-2 cm, couvert totalement par 2 gaines scarieuses, amples, arrondies et émarginées au sommet, un peu ridées transversalement sur le frais, la terminale, plus longue, atteignant 10-12 mm. Bractée florale semblable aux gaines mais plus longue (15-18 mm), plus courte que l'ovaire. Fleur grande, à périanthe charnu ; sépales et pétales vert clair, labelle blanc. Sépales étroitement triangulaires, les latéraux un peu courbés et épais sur le dos le long de la nervure médiane. Pétales de forme semblable, un peu plus petits et plus étroits, étalés latéralement. Labelle elliptique, aigu au sommet, un peu arrondi à la base, plan, un peu concave à la base et muni d'une carénule médiane atteignant environ le centre ; éperon long, filiforme. Colonne charnue, courte, à auricules latérales larges, arrondies à la base, aiguës au sommet. Anthère profondément excisée à l'avant, à connectif épaissi et gibbeux. Pollinaire à stipes séparés, en languette oblongue de 2,5 × 0,5-0,6 mm, à extrémités arrondies. Ovaire courbé au sommet, long de 3-3,5 cm, à 3 angles sub-ailés. Capsule triquètre, 5 × 2 cm, rétrécie et courtement stipitée à la base. (Les dimensions données ont été mesurées sur du matériel frais).

Espèce de forêt ombrophile de moyenne altitude, 1300-1500 m. Voisine de *Angraecum rutenbergianum* Kränzl. et de ses espèces affines : *A. littorale* Schltr., *A. imerinense* Schltr. ; elle se distingue essentiellement par ses feuilles semicylindriques, plus longues.

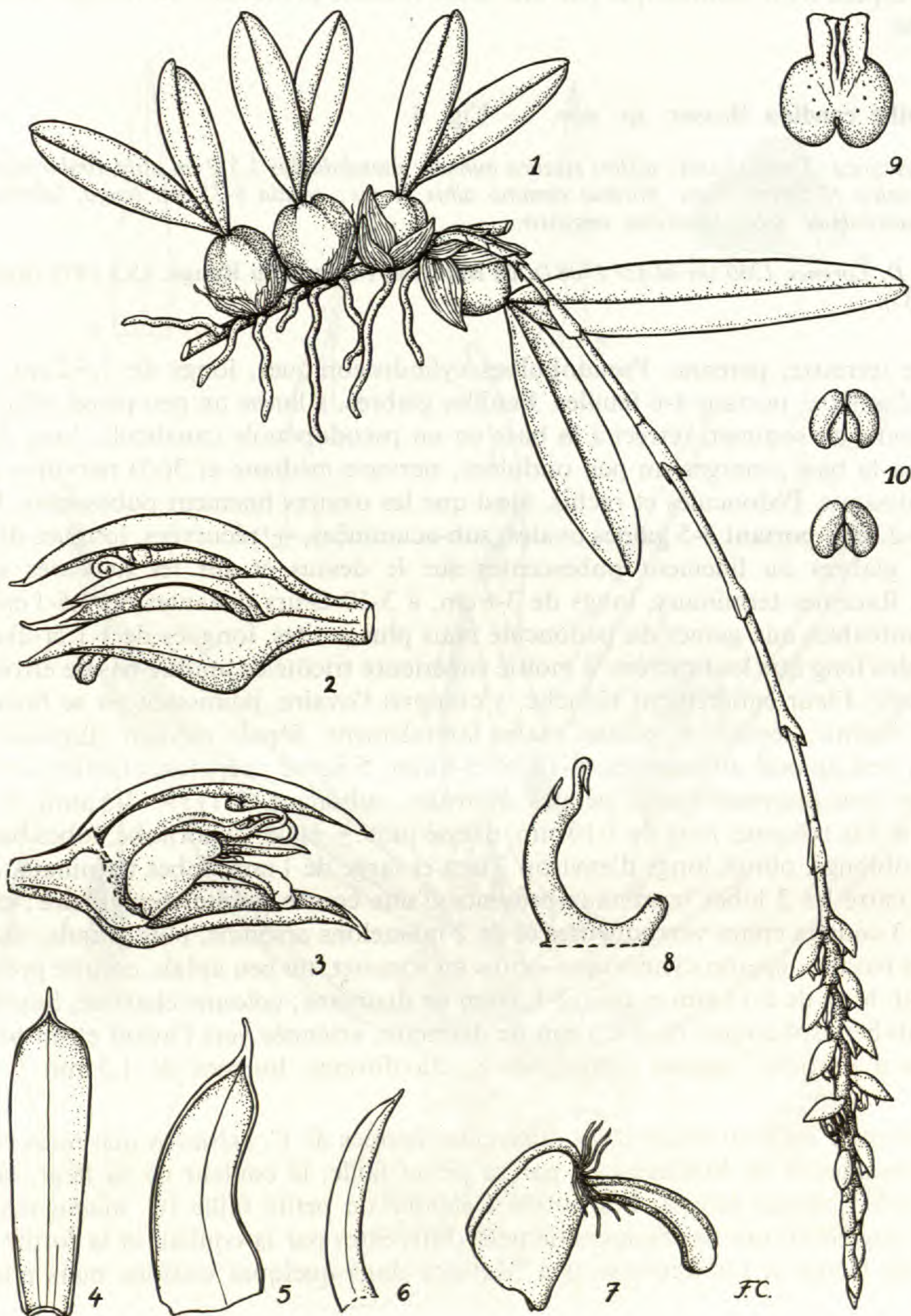


Fig. 2. — **Bulbophyllum lecouflei** Bosser : **1**, rameau fleuri × 2/3 ; **2**, fleur, vue latérale × 5 ; **3**, fleur, un sépale latéral et un pétale enlevés × 5 ; **4**, sépale médian × 6 ; **5**, sépale latéral × 6 ; **6**, pétale × 6 ; **7**, labelle, profil × 6 ; **8**, colonne, profil × 5 ; **9**, anthère vue du dessus × 18 ; **10**, pollinies, vues du dessus et du dessous × 10. (1-10, *Lecoufle 15762*, P).

Cette espèce n'est connue que par une seule récolte, provenant de vestiges forestiers vers Anjozorobe.

Calanthe candida Bosser, *sp. nov.* — Fig. 4.

A C. sylvatica (Thou.) Lindl. *differt statura minori : pseudobulbis 1,5-2 cm altis, limbo foliorum 6,5-12 × 3-6 cm, spica 12-30 cm longa, floribus omnino albis parvis ; sepala 8-15 mm longa, labellum 7-10 mm longum, quadrilobum, lobis basalibus angustis.*

TYPE : *D. Lorence 1260* (*in MAU 17081*), île Maurice, Pieter Both Range, 15.5.1975 (holo-, P! ; iso-, MAU, REU).

Herbe terrestre, pérenne. Pseudobulbes cylindroconiques, longs de 1,5-2 cm, et de 0,3-0,4 cm de diamètre, portant 4-6 feuilles. Feuilles glabres, à limbe un peu plissé, elliptique, aigu à sub-acuminé au sommet, rétréci à la base en un pseudopétiole canaliculé, long de 1,5-6 cm, engainant à la base ; marges un peu ondulées ; nervure médiane et 3(-5) nervures principales saillantes dessous. Pédoncules et rachis, ainsi que les ovaires finement pubescents. Pédoncules longs de 9-22 cm, portant 3-5 gaines ovales, sub-acuminées, ± récurvées, longues de 1-3 cm, 5-9-nervées, glabres ou finement pubescentes sur le dessus et sur les nervures sur la face inférieure. Racèmes terminaux, longs de 3-6 cm, à 3-10 fleurs distantes de 0,5-1 cm ; bractées florales semblables aux gaines du pédoncule mais plus petites, longues de 1-1,5(-2) cm. Ovaire pédicellé plus long que les bractées, à moitié supérieure tricôtelée, moitié basale étroite. Bouton floral apiculé. Fleur entièrement blanche, y compris l'ovaire, jaunissant en se fanant, glabre. Périanthe charnu ; sépales et pétales étalés latéralement. Sépale médian elliptique, concave, aigu et un peu apiculé au sommet, 8-15 × 5-8 mm, 5-nervé ; sépales latéraux semblables au médian, un peu dissymétriques ; pétales obovales, sub-aigus, 8-11 × 3-5 mm, 3(-5)-nervés ; labelle adné à la colonne, long de 7-10 mm, dressé puis ± étalé, quadrilobé, lobes basaux petits et étroits, oblongs, obtus, longs d'environ 3 mm et large de 1 mm, lobes terminaux arrondis, 4 × 3 mm ; entre les 2 lobes terminaux présence d'une courte pointe triangulaire ; calli basaux formés de 3 courtes crêtes verruqueuses et de 2 mamelons arrondis, plus grands, situés en face des 2 lobes basaux ; éperon cylindrique, obtus au sommet, un peu aplati, courbé près de la base vers l'avant, long de 8-15 mm et de 1,2-1,5 mm de diamètre ; colonne charnue, haute de 4 mm ; anthère sub-hémisphérique, de 2-2,5 mm de diamètre, atténuée vers l'avant et un peu gibbeuse sur le dos à l'arrière ; masses polliniques 8, claviformes, longues de 1,5 mm.

Ce *Calanthe* est bien distinct des différentes formes de *C. sylvatica* que nous connaissons des Mascareignes et de Madagascar, par sa petite taille, la couleur de sa fleur, la forme du labelle à lobes basaux étroits. Les autres *Calanthe* de petite taille (*C. madagascariensis, C. repens, C. humbertii*) ont des fleurs nettement différentes par la couleur et la forme du labelle.

Il a été trouvé à La Réunion et à Maurice dans quelques stations mais n'est pas très commun.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — ILE MAURICE : *Bosser 21832* et *22268*, Grand Bassin, 9.4.1974 et 3.6.1976 (P) ; *Lorence 1260* (*in MAU 17081*), Pieter Both Range, S. flank of ridge between Grand Peak and Crève Cœur Peak, 15.5.1975, type (P, MAU, REU). — LA RÉUNION : *Bosser 22185*, Tacamaca, 800 m (P) ; *Cadet 3624*, forêt de Mare Longue, St Philippe, 400 m, 10.4.1972 (P).

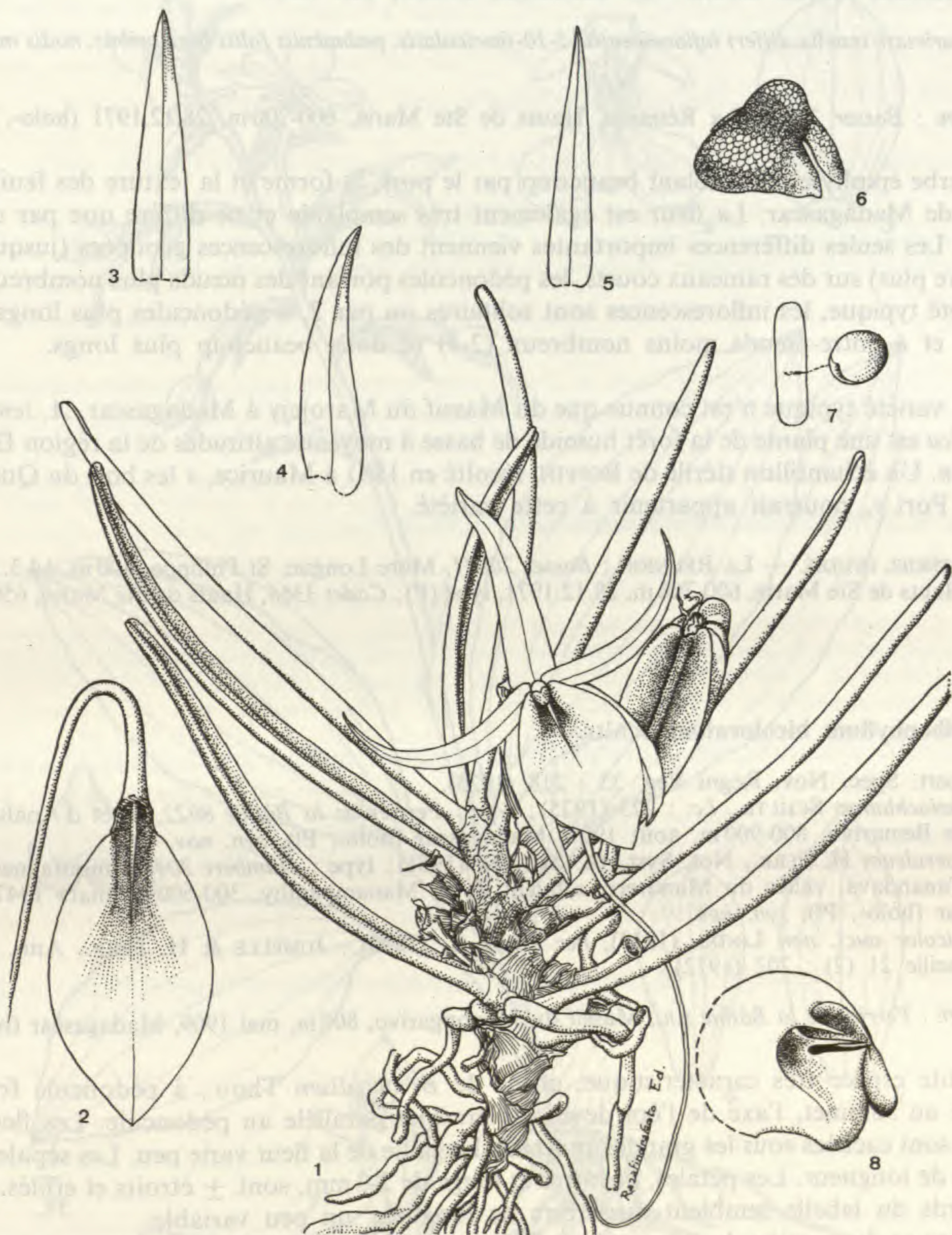


Fig. 3. — **Angraecum peyrotii** Bosser : **1,** plante fleurie × 2/3 ; **2,** labelle × 1 ; **3,** sépale médian × 1 ; **4,** sépale latéral × 1 ; **5,** pétale × 1 ; **6,** anthère × 4 ; **7,** pollinaire × 6 ; **8,** colonne × 4. (1-8, *Bosser & Peyrot 16274*, P).

Aeranthes tenella Bosser var. **borbonica** Bosser, *var. nov.*

A varietate tenella *differt inflorescentiis 2-10-fasciculatis, pedunculis foliis brevioribus, nodis multioribus (4-7).*

TYPE : *Bosser 21000*, La Réunion, Hauts de Ste Marie, 600-700 m, 28.12.1971 (holo-, P).

Herbe épiphyte ressemblant beaucoup par le port, la forme et la texture des feuilles à *A. tenella* de Madagascar. La fleur est également très semblable et ne diffère que par de petits détails. Les seules différences importantes viennent des inflorescences groupées (jusqu'à 10 et peut-être plus) sur des rameaux courts, les pédoncules portant des nœuds plus nombreux. Dans la variété typique, les inflorescences sont solitaires ou par 2, à pédoncules plus longs que les feuilles et à entre-nœuds moins nombreux (2-4) et donc beaucoup plus longs.

La variété typique n'est connue que du Massif du Marojejy à Madagascar. *A. tenella* var. *borbonica* est une plante de la forêt humide de basse à moyenne altitudes de la région Est de La Réunion. Un échantillon stérile de BOIVIN, récolté en 1851 à Maurice, « les bois du Quartier de Grand Port », pourrait appartenir à cette variété.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — LA RÉUNION : *Bosser 20041*, Mare Longue, St Philippe, 400 m, 14.3.1970 (P); *21000*, Hauts de Ste Marie, 600-700 m, 28.12.1971, type (P); *Cadet 3366*, Hauts de Ste Marie, 650 m, 1971 (REU).

Bulbophyllum bicoloratum Schltr.

Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 33 : 218 (1925).
— *B. theiochlamys* SCHLTR., *l.c.* : 223 (1925); type : *Perrier de la Bâthie 8022*, forêt d'Analamahitso, haute Bemarivo, 800-900 m, août 1907, Madagascar (holo-, P!), *syn. nov.*
— *B. coeruleum* H. PERR., Not. Syst. 14 (2) : 154 (1951); type : *Humbert 20480*, montagnes au Sud de Tanandava, vallée du Mandrere, affluent de la Manampanihy, 300-500 m, mars 1947, Madagascar (holo-, P!), *syn. nov.*
— *B. bicolor auct. non* LINDL. (1830), *nec* HOOK. f. (1890) : JUMELLE & H. PERR., Ann. Fac. Sc. Marseille 21 (2) : 202 (1912).

TYPE : *Perrier de la Bâthie s.n.*, Massif du Manongarivo, 800 m, mai 1909, Madagascar (holo-, P!).

Petite espèce très caractéristique, affine de *B. occultum* Thou., à pédoncule fortement réfracté au sommet, l'axe de l'épi devenant presque parallèle au pédoncule. Les fleurs, très petites, sont cachées sous les grandes bractées. La taille de la fleur varie peu. Les sépales ont de 3-4 mm de longueur. Les pétales, linéaires et longs de 2-3 mm, sont ± étroits et effilés. Les cils des bords du labelle semblent aussi être de longueur un peu variable.

Dans sa description de *B. coeruleum* PERRIER DE LA BÂTHIE attache beaucoup d'importance à la coloration « bleue » de la fleur. Mais c'est une observation faite sur le matériel sec. Au moment du séchage, les pigments ont bleui et se sont diffusés dans toute la fleur. La couleur réelle n'est pas connue. Dans ce groupe, *B. occultum* et espèces voisines, les fleurs sont souvent ± teintées de rose-violacé.



Fig. 4. — **Calanthe candida** : **1**, plante fleurie × 2/3 ; **2**, labelle × 5/2 ; **3**, sépale médian × 3 ; **4**, pétale × 3 ; **5**, sépale latéral × 3 ; **6**, anthère vue du dessus × 6 ; **7**, colonne et labelle jeune non étalé × 2. (1-7, *Lorence 1260, in MAU 17081*, P).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 19136*, lac Itasy, rochers de trachyte, vestige de végétation primaire, fév. 1964 (P); *20315*, Mt Ambohibihy, Tsironomandidy, mai 1970 (P); *Humbert 20480*, vallée du Mandrere, affluent de la Manampanihy (S.E.), montagne au Sud de Tanandava, 300-500 m, 11-16 mars 1947 (P), type de *B. coeruleum*; *Monique Keraudren-Aymonin & G. Aymonin 25438*, lac Itasy, 11.11.1970 (P); *Perrier de la Bâthie s.n.*, montagnes du Sambirano, vers 800 m, massif du Manongarivo, mai 1909 (P), type de l'espèce; *8022*, forêt d'Analamahitso, haute Bemarivo, entre 800 et 900 m, août 1907 (P), type de *B. theiochlamys*.

Aeranthes nidus Schltr.

Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 33 : 281 (1925).
— *A. pseudonidus* H. PERR., Not. Syst. 7 : 47 (1938); type : *Perrier de la Bâthie 17118*, forêts de Tsinjoarivo et d'Andasibe, Madagascar, fév. 1925 (holo-, P!), *syn. nov.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 15293*, massif du Tsaratanana, janv. 1923 (holo-, P!).

Il n'y a aucun doute qu'il s'agit là d'une seule et même espèce. Le port est le même. Les feuilles loriformes, étroites, sont identiques. PERRIER note des différences de taille et de forme dans les pièces florales qui s'expliquent par le fait que sur le type de *A. pseudonidus* les fleurs sont plus jeunes et non épanouies. Contrairement à ce que dit PERRIER, le labelle des fleurs du type de *A. nidus* possède aussi 3 carénules à sa base.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 17757*, vestige de forêt d'altitude, Ankeramadinika, Ambatoloana, fév. 1963 (P); *19272*, forêt d'altitude, Tsinjoarivo, distr. d'Ambatolampy, janv. 1964 (P); *Humbert & Capuron 24999*, montagnes au Nord de Mangindrano (haute Maevarano), jusqu'aux sommets de l'Ambohimirahavavy (partage des eaux Mahavavy-Androranga) Centre-Nord, 1800 m, 19 janv.-12 fév. 1951 (P); *Perrier de la Bâthie 11340*, Ste Anne près d'Ambositra, 1300 m, mai 1912, stérile (P); *15293*, forêt â mousses et sous-bois herbacé, 1600-2000 m, massif du Tsaratanana, janv. 1923, type de l'espèce; *17118*, forêts de Tsinjoarivo et d'Andasibe, 1400-1600 m, bassin de l'Onive, fév. 1925, type de *A. pseudonidus* (P); *Peyrot s.n.*, Tsinjoarivo, fév. 1964 (P); sans coll., *Jard. Bot. Tan. 1341*, Tsarafidy, 1966 (P).

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie le Dr. R. D. HOOGLAND, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris, qui a traduit les diagnoses latines.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 39-70.

Etudes sur les *Podostemopsida.* 12. Biogéographie évolutive de *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel

G. Cusset & C. Cusset

Résumé : Etude des caractéristiques bionomiques de *Tristicha trifaria.* Mise en évidence de l'existence simultanée d'une évolution géographique ancienne, d'une évolution péripatrique, d'une évolution quantique et d'une introgression. Remarques méthodologiques.

Summary : The life-history of *Tristicha trifaria* is studied. Its quantitative characteristics reveal the occurrence of geographic variation, peripatric evolution, quantum evolution and introgression inside one taxonomic species. Some methodological comments are brought up.

Gérard Cusset, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.
Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Tristicha* (*Tristichaceae, Podostemopsida*) regroupe des plantes de faible taille, de l'ordre de quelques centimètres, étroitement inféodées aux cascades et aux rapides des cours d'eau tropicaux et sub-tropicaux. Dans des articles précédents (Cusset & Cusset, 1988*a, b, c*) nous avons examiné la systématique, la morphologie et l'anatomie, la répartition géographique et ses causes, actuelles et liées aux faits géologiques passés, de cette famille. Nous nous intéressons ici à la biogéographie évolutive de *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel qui comprend, du point de vue taxonomique, 3 sous-espèces : subsp. *trifaria*, subsp. *tlatlayana* (Matuda) C. & G. Cusset, et subsp. *pulchella* (Wedd.) C. & G. Cusset.

1. CARACTÉRISTIQUES BIONOMIQUES

Cette espèce est composée de populations de très nombreux individus entre-mêlés, immergés aux périodes de hautes eaux. Quand le courant baisse, la floraison est extrêmement rapide et l'anthèse suit de 2 à 3 jours l'émersion du bouton floral. La fructification, elle aussi, est très rapide, et environ une semaine après l'émersion les capsules, ouvertes et desséchées, ont disséminé leurs graines. A l'intérieur d'une population, il y a évidemment un certain échelonnement temporel de ces processus, les individus topographiquement les plus hauts précédant les individus plus basaux. La durée du stade reproducteur d'une population dépend donc de la vitesse de la décrue, en général plus grande pour les petits cours d'eau que pour les

grands fleuves. De plus, il existe souvent des individus marginaux qui ne sont jamais totalement immergés et se contentent d'une pluie régulière d' « embruns » au pied des cascades importantes; ils fleurissent rarement. Ceux qui restent constamment immergés à cause de leur position trop profonde dans le lit du cours d'eau sont pratiquement toujours stériles.

Les graines ont un test mucilagineux et gluant quand il est pleinement hydraté. Il faut y voir un caractère favorisant leur adhésion aux rochers sur lesquels poussent les Tristichacées (on n'en rencontre jamais sur terrain meuble). Leur germination est rapide et on peut observer quelques heures après le retour des eaux, à la fin de la saison sèche, des plantules en abondance, collées aux rochers ou même à la plante mère. Il y a cependant un stade critique très marqué, celui du commencement de développement des bras protocormiaux (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) d'où proviennent exclusivement les plantes adultes. On ne rencontre que très exceptionnellement, sur le terrain, des plantules à jeunes bras protocormiaux. Deux facteurs semblent expliquer cette carence. Il faut une à deux semaines pour que ces bras se forment. A ce moment le débit du cours d'eau est redevenu important et son cours rapide; le mucilage du test ne suffit plus à ancrer la plantule aux rochers. C'est d'ailleurs le moment où le cotylédon « fixateur », que l'on peut difficilement qualifier de suçoir car la graine n'a ni albumen ni endosperme, se dégage des téguments séminaux qui ne le retiennent plus. Ces plantules, totalement arhizes, n'ont plus de moyen de fixation et sont entraînées dans les chutes ou les rapides où elles sont dilacérées, ou déposées dans des anses à fond sableux ou vaseux où elles ne survivent pas. D'autre part, il se pourrait que la physiologie de la plante se modifie lors de l'apparition des bras protocormiaux. Dans des conditions de culture constantes, il est facile d'obtenir de nombreuses plantules du premier stade, mais toutes disparaissent avant l'apparition de ces bras (SCHNELL & CUSSET, 1963). La reproduction par graine semble très limitée, mais non nulle.

Par contre, la reproduction végétative est importante. Tout fragment de bras protocormial est capable de bourgeonner de nouvelles plantes adultes. C'est le moyen essentiel (peut-être unique) de survie des populations habitant de petits cours d'eau à sec pendant 3 à 4 mois, comme nous l'avons constaté au Bénin. Ce protocorme est totalement desséché, fragmenté jusqu'à paraître pulvérulent, mais il reste capable d'une véritable reviviscence quand l'eau revient et donne alors des pousses normales. Ces bras protocormiaux sont fixés aux rochers par des haptères (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) qui restent parfaitement fonctionnelles en phase émergée et les jeunes pousses provenant de la reproduction végétative sont correctement ancrées au substrat. Cette caractéristique, localement favorable, est très défavorable pour leur dissémination à distance. Une pousse issue d'un fragment pourvu d'haptères ne peut se déplacer; une pousse provenant d'un fragment sans haptère est entraînée par le courant et ne possède aucun moyen de s'ancrer en aval dans un autre rapide. La multiplication végétative, très fréquente, nous semble surtout limitée à l'intérieur d'une population donnée et permettre le passage de la mauvaise saison, sèche, en la rendant pratiquement immortelle.

Quelles sont les relations entre populations? Remarquons tout d'abord que leur stricte inféodation aux chutes et aux rapides impose une distribution discontinue, mais à des degrés différents :

— Le long d'un même cours d'eau il existe une certaine connectivité (MERRIAM, 1984), à orientation préférentielle d'amont en aval. Les plantules issues de reproduction sexuée sont entraînées par le courant, et, de temps en temps, peuvent s'installer en aval, éventuellement au

sein d'une population déjà existante. Le pollen de *Tristicha trifaria* est de petite taille, sans ornementation en relief importante, ni gluant ni visqueux, et possède une sexine nette, ce qui n'est habituellement pas le cas de ceux qui sont transportés par eau. Il est aisé de constater, quand on marche sur une population à l'anthèse, que de petits nuages de pollen sont soulevés, mais ils retombent rapidement et les grains polliniques ne s'attachent pas aux vêtements. On peut aussi constater qu'ils sont aptes à flotter une heure ou deux en eau calme avant de s'y enfoncer. Il semble que l'on puisse retenir de ces observations, en Côte d'Ivoire, que le vent ou le passage d'un animal est relativement efficace pour une certaine amphimixie intra-populationnelle. Il est plus douteux, mais non exclu, qu'accidentellement de petits animaux (passeraux...) puissent transporter des grains polliniques d'une population à une population voisine, le long d'un même cours d'eau et alors sans orientation préférentielle, ou que, sur de courtes distances et vers l'aval exclusivement, des grains de pollen puissent flotter d'une population à une autre.

— A l'intérieur d'un même bassin hydrographique, une dissémination d'amont en aval peut certainement se produire. On voit mal comment expliquer autrement l'existence d'une population (aujourd'hui disparue) dans le Nil, à Assouan, identique à celle du Sue Jur aux limites du Bahr el Ghazal. Le passage d'un affluent à un autre, qui implique soit une dispersion vers l'amont, soit le passage au-dessus d'une barrière terrestre, est plus hypothétique. On remarquera (carte 7 de Cusset & Cusset, 1988*c*) que *Tristicha trifaria* existe dans les biefs amont de certains affluents du Fleuve Congo (Kadei, Kotto, Uele, Aruwimi, Luvua, Lomani), et pas dans d'autres, voisins et où les conditions écologiques sont apparemment les mêmes (Wara, Bomu, Lowa, Lubilash, Lulua, Kasai, Loange, Rwango). On ne peut mettre en cause exclusivement le manque de récoltes. Il y a certainement dans ce cas une possibilité de passage, mais de façon assez exceptionnelle pour qu'elle ne se soit pas réalisée dans tous les exemples précédents.

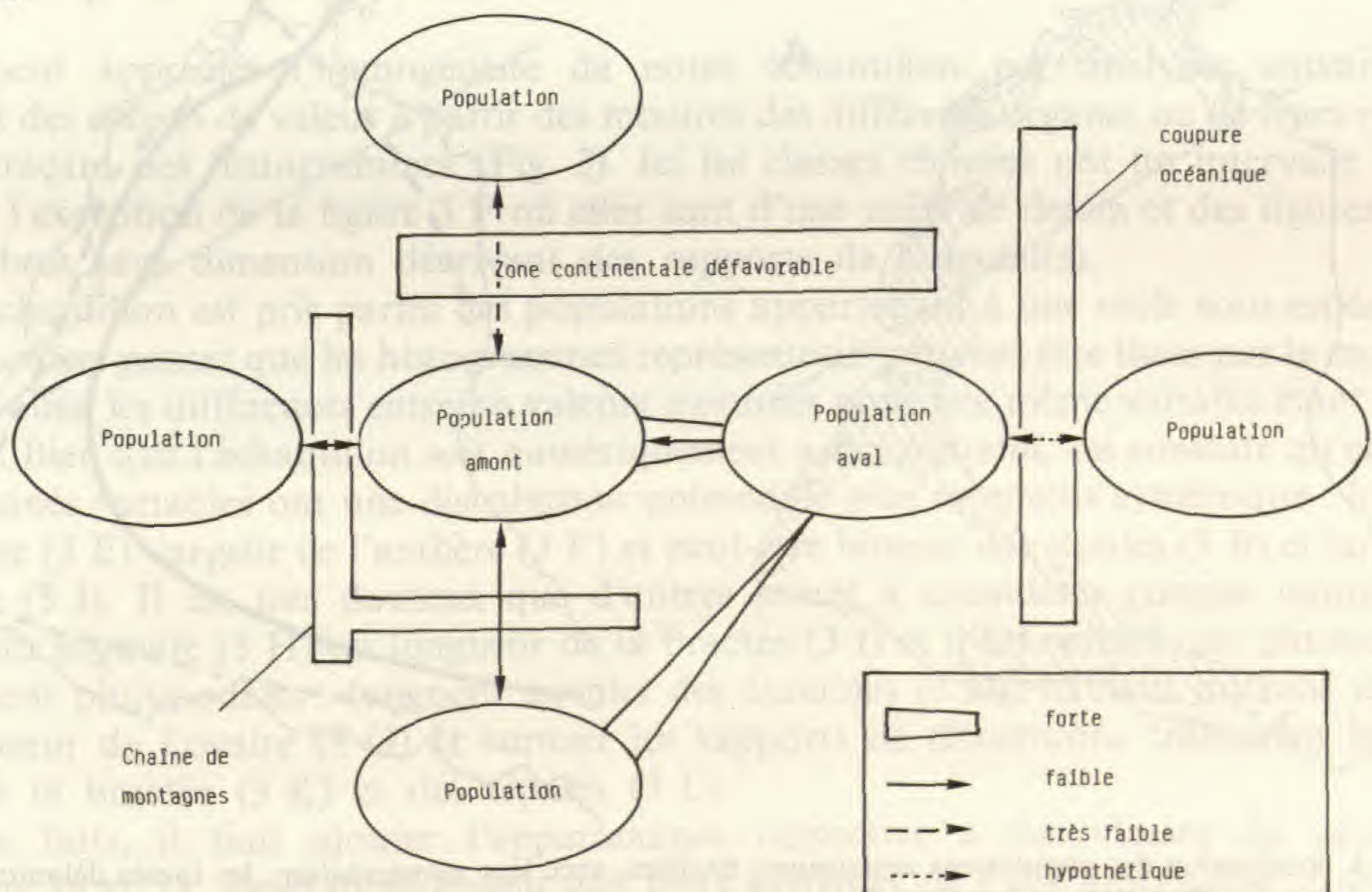


Fig. 1. — Possibilités d'échanges de gènes entre populations. Explications dans le texte.

— Une solution de continuité peut être due à l'intolérance de *Tristicha* aux ions alcalins, à la nécessité d'un relief à fortes dénivellations et d'un run off suffisant (CUSSET & CUSSET, 1988*c*). C'est ainsi que le Bassin de l'Amazone, trop plat, et la zone trop sèche du Bassin du Rio San Francisco, n'hébergent aucun *Tristicha*. Ce sont des surfaces importantes, laissant les populations les plus voisines séparées par des distances dépassant mille kilomètres. On ne peut envisager que de faibles échanges actuels de gènes entre de telles populations, et le problème de leur existence (implantation de diaspores) se pose avec acuité. Dans le cas de l'Amérique du Sud, il semble que l'on soit obligé de faire appel à des transports à grande distance. On ne manquera pas de remarquer que la voie principale de migration des oiseaux long-courriers, au-dessus de ce continent (CURRY-LINDHAL, 1980) correspond bien à la distribution des *Tristicha*. C'est particulièrement vrai pour certaines espèces limicoles (Fig. 2, B). Les trajets migratoires annuels d'un gravelot et d'une sarcelle suffiraient à rendre compte de la dissémination de ce genre, d'autant plus qu'il s'agit d'oiseaux granivores (FISCHER, 1979).

Ce qui précède nous montre que *Tristicha trifaria* est distribué selon un système discret de populations reliées par un réseau de voies possibles pour des échanges génétiques, ces voies étant d'importance inégale, parfois exceptionnelles, et souvent orientées (Fig. 1). Ce sont les caractéristiques bionomiques particulières de ces plantes qui permettent ces conclusions.

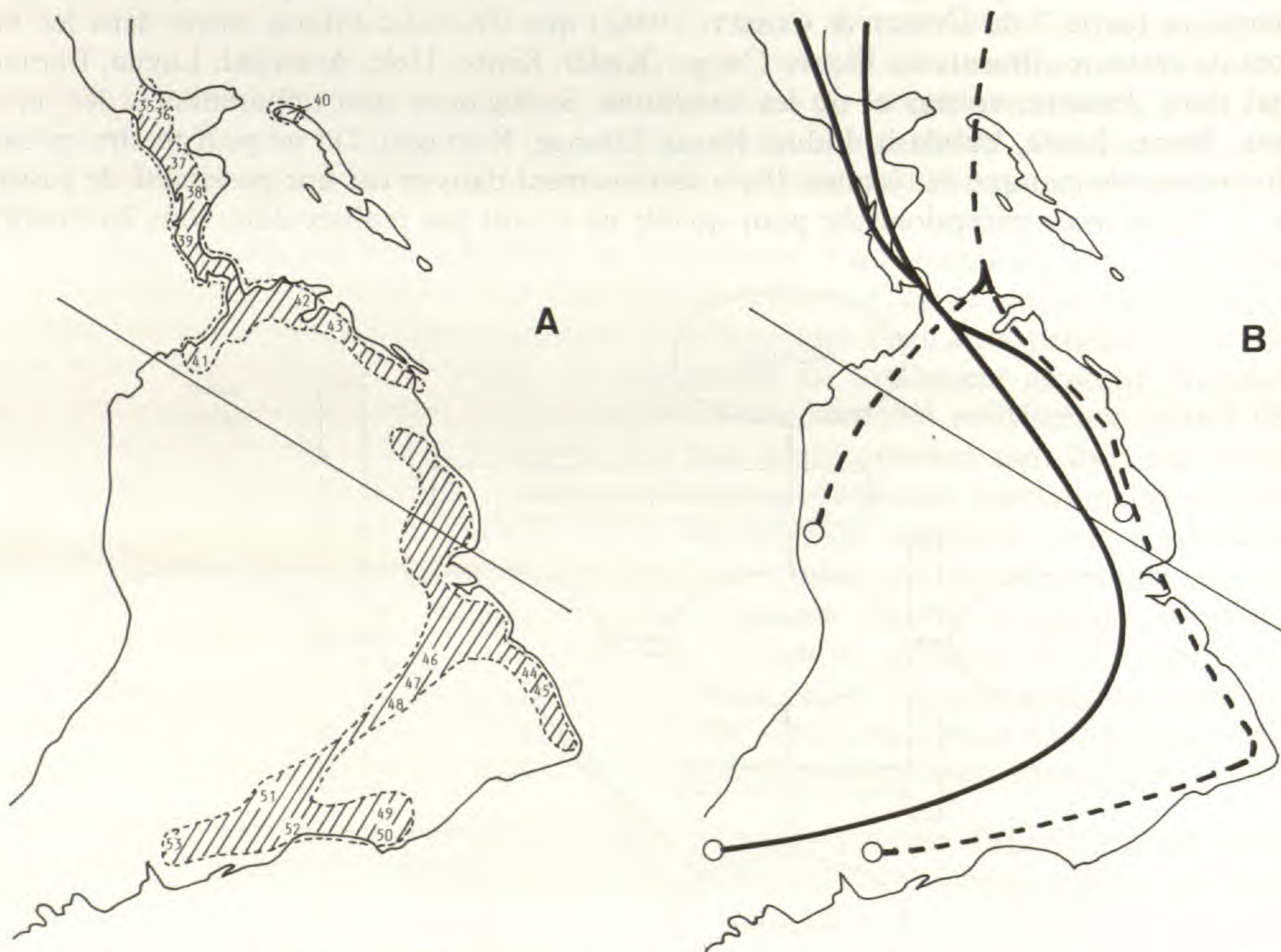


Fig. 2. — **A**, localisation des populations américaines étudiées, avec leur numérotation, les tiretés délimitent l'aire du genre *Tristicha*; **B**, trajets migratoires d'*Anas discors* L. (sarcelle soucrourou) en trait plein, et de *Charadrius semipalmatus* Bon. (gravelot semi-palmé) en tiretés. Les cercles indiquent les aires d'hivernage.

2. PREMIÈRE MÉTHODE D'ÉTUDE

Considérons tout d'abord les populations américaines de *Tristicha trifaria (*CUSSET & CUSSET, 1988*a*, carte 1). A l'exception de la population 35 (nous conservons la numérotation établie dans cet article) qui relève de la sous-espèce *tlatlayana*, elles appartiennent à la sous-espèce *trifaria*. Cette dernière est suffisamment variable pour qu'on ait typifié par la population 36 un genre monospécifique *Potamobryon concinnum* Liebmann (1849), rapporté par JOHNSON (1949) au genre *Tristicha* comme *T. concinna*, et par la population 53 un autre genre monospécifique *Heterotristicha schroederi* Tobler (1953), ramené dans *Tristicha* par son auteur même (*in* VAN ROYEN, 1953) mais sans création de binome spécifique.

La faible taille de ces plantes et la nécessité d'avoir des mesures quantitatives imposent une étude sur du matériel d'herbier, à partir de dessins à la chambre claire montée sur loupe à optique périplanatique à un grossissement linéaire de 21 fois. Les mesures sont ensuite transcrites en dixièmes de millimètres, unité pertinente pour des fleurs qui n'atteignent pas 3 mm. Des précautions sont nécessaires dans l'échantillonnage de chaque population ; elles ont été exposées dans CUSSET & CUSSET (1988*a*). Indiquons simplement que les valeurs prises en compte ici sont les valeurs moyennes, ramenées au dixième de millimètre le plus proche, de 15 mesures. La variabilité intrapopulationnelle qui exige dans ce cas une étude par transect en microcatenas sera exposée par ailleurs. Les critères retenus sont ceux numérotés 2 à 4 et 6 à 14 du tableau 2 de CUSSET & CUSSET (1988*a*).

a) Analyse univariée.

On peut apprécier l'homogénéité de notre échantillon par analyses univariées en définissant des classes de valeur à partir des mesures des différents organes ou de leurs rapports et en en traçant des histogrammes (Fig. 3). Ici les classes choisies ont un intervalle égal de 0,1 mm, à l'exception de la figure 3 F où elles sont d'une unité de dessin et des figures 3 K et 3 L (nombres sans dimension décrivant des rapports de longueurs).

Cet échantillon est pris parmi des populations appartenant à une seule sous-espèce et on pourrait *a priori* penser que les histogrammes représentatifs peuvent être lissés par le modèle de Laplace-Gauss, les différences entre les valeurs mesurées pour une même variable étant d'ordre individuel. Bien que l'échantillon soit numériquement assez restreint, on constate qu'effectivement certaines variables ont une distribution unimodale plus ou moins symétrique : longueur de l'anthère (3 E), largeur de l'anthère (3 F) et peut-être largeur des tépales (3 B) et largeur de la bractée (3 J). Il est très douteux que d'autres soient à considérer comme unimodales : longueur du stigmate (3 H) ou longueur de la bractée (3 I) et il est certain que plusieurs sont distinctement plurimodales : longueur du filet des étamines (3 D), hauteur du tube tépalaire (3 C), hauteur de l'ovaire (3 G) et surtout les rapports de dimensions traduisant la forme globale de la bractée (3 K) et des tépales (3 L).

A ces faits, il faut ajouter l'appartenance respective à des classes de valeur des populations 36 et 53, géographiquement aux deux extrêmes de l'aire américaine, et autrefois considérées comme typifiant des genres différents. On voit (Fig. 3) que cette appartenance a

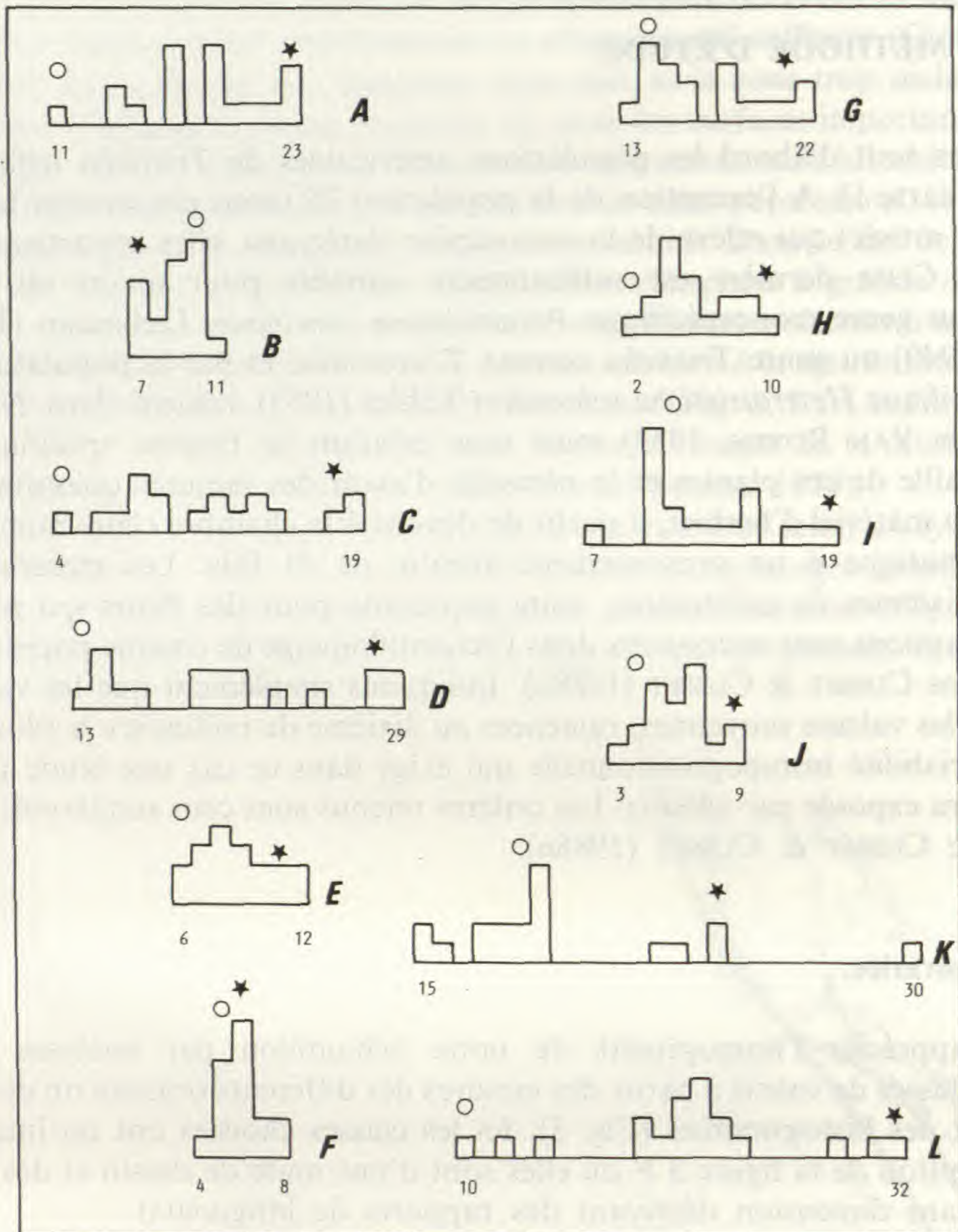


Fig. 3. — Analyse univariée de quelques caractères : **A**, longueur des tépales ; **B**, largeur maximale des tépales ; **C**, hauteur du tube tépalaire ; **D**, longueur du filet des étamines ; **E**, longueur des anthères ; **F**, largeur maximale des anthères ; **G**, hauteur de l'ovaire ; **H**, longueur des stigmates ; **I**, longueur de la bractée ; **J**, largeur maximale de la bractée ; **K**, rapport longueur/largeur maximale de la bractée ; **L**, rapport longueur/largeur maximale des tépales. L'étoile désigne la population 36 et le cercle la population 53.

des modalités variables : pour la largeur de l'anthère ces deux populations appartiennent aux classes centrales les plus fortes en effectif alors que pour le rapport des dimensions des tépales elles sont aux deux extrémités d'un ensemble plurimodal.

Les conclusions dépendent à l'évidence du choix des exemples retenus :

— en présentant comme caractéristiques les dimensions de l'anthère, la largeur des tépales et de la bractée, exemples provenant des divers verticilles floraux, il est « évident » que cet échantillon est relativement homogène et appartient au seul *Tristicha trifaria* ;

— en choisissant comme critères la hauteur du tube tépalaire, la longueur du filet des étamines, la hauteur de l'ovaire et les rapports de dimension des tépales et de la bractée, il est « évident » que cet échantillon est nettement hétérogène et que l'hypothèse d'une continuité phénotypique entre les genres *Potamobryon* et *Heterotristicha* est vérifiée, la forme intermédiaire correspondant au genre *Tristicha* sensu stricto.

Dans de telles approches, les tests statistiques d'ajustement ou de non-ajustement à une distribution gaussienne théorique n'auraient bien entendu aucune autre valeur que de sembler confirmer de façon objective une opinion préconçue, en réalité des plus subjectives.

b) Analyse bivariée.

Prenons en compte maintenant, de façon simultanée, deux critères, chacun relatif à un organe différent et non plus traduisant la forme globale d'un seul organe comme les figures 3 K et 3 L. Dans ce cas, on admet très généralement qu'une bonne corrélation entre les variables choisies traduit une bonne homogénéité de l'échantillon : « le nuage de point est elliptique (modèle bigaussien,... le degré de liaison est fourni par la forme du nuage : plus le nuage est globoïde, plus les variables sont indépendantes, plus le nuage est étiré, plus les variables sont liées ou « corrélées »... ce qui est général pour une population homogène » peut-on lire dans un *Abrégé* récent pour étudiants (DEVILLERS & MAHÉ, 1980). Il est à craindre que ces vues simplifiées et l'adoption de la réciproque ne soient parfois celles de chercheurs.

Qu'apporte cette méthodologie dans l'étude de notre échantillon? Le report de la longueur de l'anthère en fonction de celle du stigmate, relation entre pièces mâle et femelle, montre (Fig. 4) deux faits :

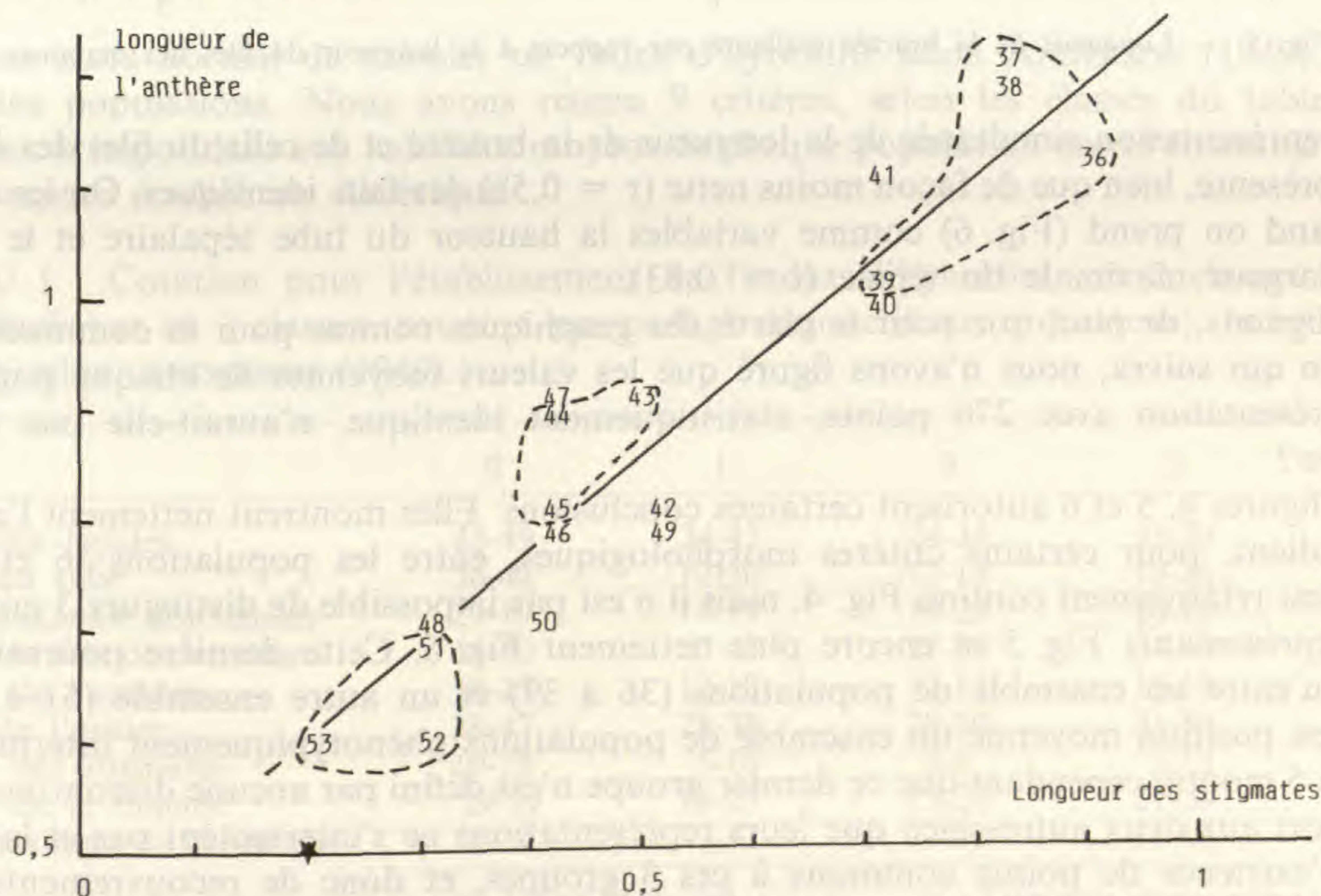


Fig. 4. — Longueur des anthères par rapport à la longueur des stigmates. L'étoile représente la subsp. *tlatlayana*.

— le nuage de points représentatifs est convenablement allongé et le calcul donne un coefficient de corrélation linéaire de 0,94 ;

— les populations 36 et 53 marquent les extrémités du grand axe de ce nuage.

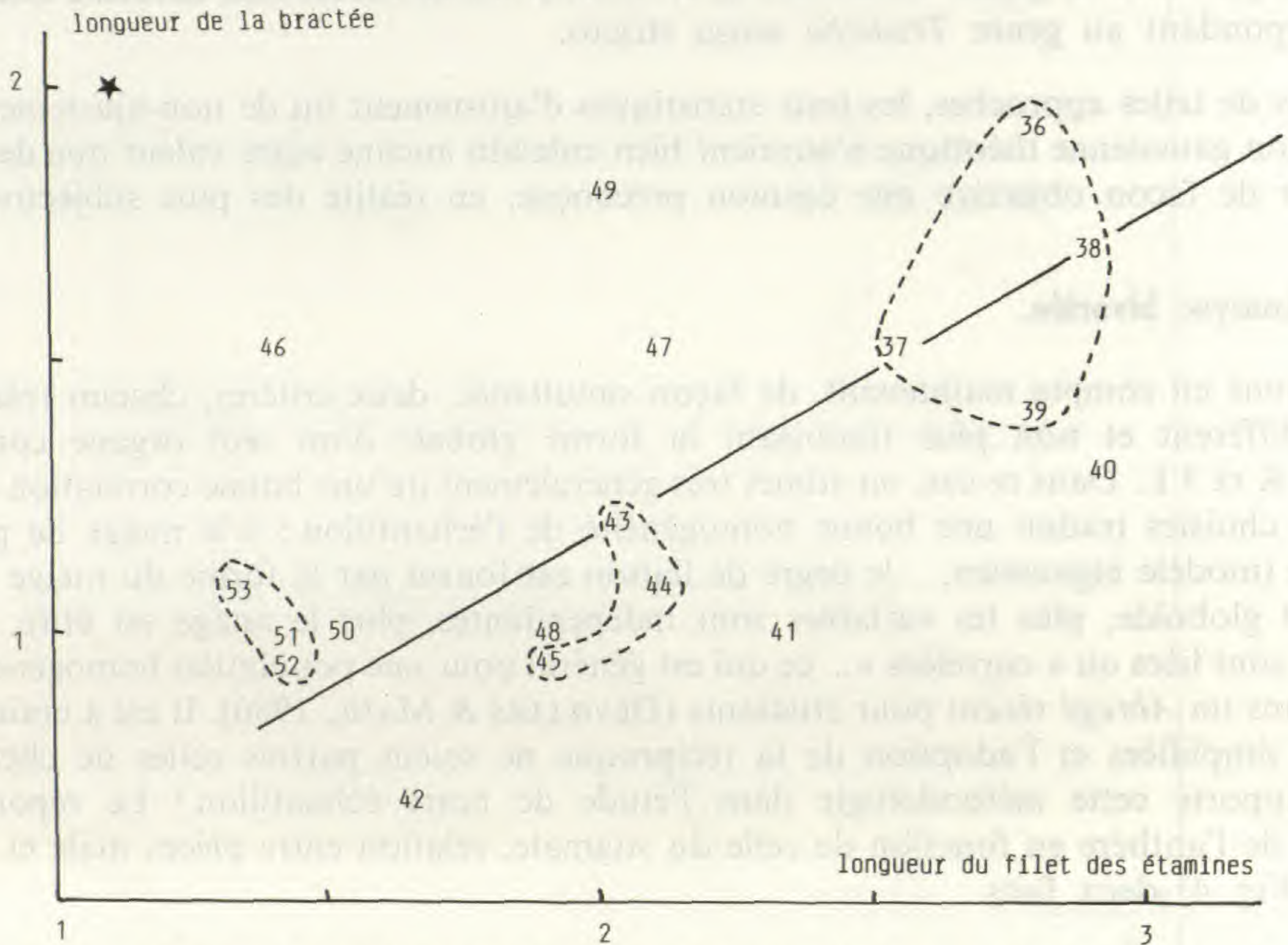


Fig. 5. — Longueur de la bractée axillante par rapport à la longueur du filet des étamines.

La représentation simultanée de la longueur de la bractée et de celle du filet des étamines (Fig. 5) présente, bien que de façon moins nette (r = 0,58) des faits identiques. On les retrouve aussi quand on prend (Fig. 6) comme variables la hauteur du tube sépalaire et le rapport hauteur/largeur maximale du tépale (r = 0,83).

Soulignons, de plus, que pour la clarté des graphiques comme pour la commodité de la discussion qui suivra, nous n'avons figuré que les valeurs moyennes de chaque population. Une représentation avec 270 points, statistiquement identique, n'aurait-elle pas été plus persuasive ?

Les figures 4, 5 et 6 autorisent certaines conclusions. Elles montrent nettement l'existence d'un gradient, pour certains critères morphologiques, entre les populations 36 et 53. Ce gradient est relativement continu Fig. 4, mais il n'est pas impossible de distinguer 3 groupes de points représentatifs Fig. 5 et encore plus nettement Fig. 6. Cette dernière pourrait laisser penser qu'entre un ensemble de populations (36 à 39) et un autre ensemble (51 à 53), on observe en position moyenne un ensemble de populations phénotypiquement intermédiaires. La figure 5 montre cependant que ce dernier groupe n'est défini par aucune discontinuité nette par rapport aux deux autres bien que leurs représentations ne s'intersectent pas et la figure 4 montre l'existence de points communs à ces 3 groupes, et donc de recouvrements si l'on indiquait les 270 points représentatifs.

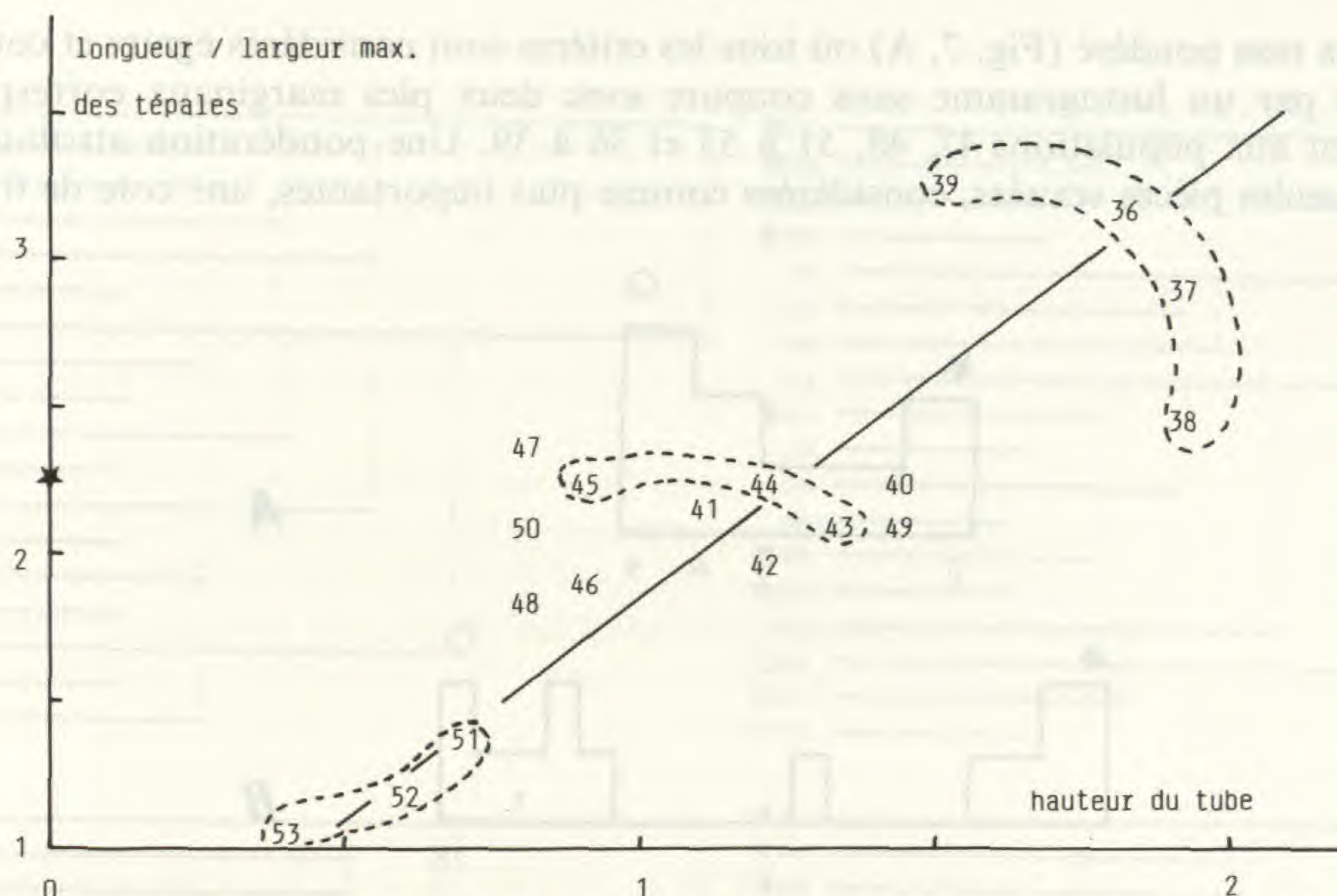


Fig. 6. — Rapport longueur/largeur maximale des tépales par rapport à la hauteur du tube tépalaire.

L'idée qui se dégage de ces 3 figures est celle d'une possible continuité entre deux éléments caractérisés par les populations 36 et 53.

c) Analyse multivariée.

Il est alors normal de calculer un Index d'hybridité selon ANDERSON (1949) pour ces différentes populations. Nous avons retenu 9 critères, selon les classes du tableau 1, les individus correspondant aux individus moyens de chaque population dont l'ensemble compose la sous-espèce étudiée en Amérique.

TABLEAU 1 : Cotation pour l'établissement de l'index d'hybridité, en 2 classes (cotation annuelle) et en 3 classes (cotation par codage disjonctif sur ordinateur). Index d'Hybridité selon ANDERSON (1949).

	0	1	3	2	1
hauteur des tépales	45-49	24-45	24-34	35-39	40-49
hauteur du tube	30-40	12-30	12-18	19-26	27-40
largeur maximale des tépales	23-19	14-19	19-23	16-18	14-16
longueur du filet des étamines	45-60	27-45	27-33	34-44	45-60
longueur de l'anthère	18-25	12-18	12-14	15-18	19-25
hauteur de l'ovaire	38-47	28-38	28-30	31-36	37-47
longueur des stigmates	10-18	5-10	5-8	9-13	14-18
longueur de la bractée	29-39	15-29	15-20	21-28	29-39
largeur maximale de la bractée	12-19	7-12	7-10	11-14	15-19
	Cotation manuelle		Cotation par ordinateur		

Un Index non pondéré (Fig. 7, A) où tous les critères sont considérés égaux et cotés 0 ou 1, se traduit par un histogramme sans coupure avec deux pics marginaux correspondant respectivement aux populations 42, 48, 51 à 53 et 36 à 39. Une pondération attribuant aux mesures des seules pièces sexuées, considérées comme plus importantes, une cote de 0 ou 5 et

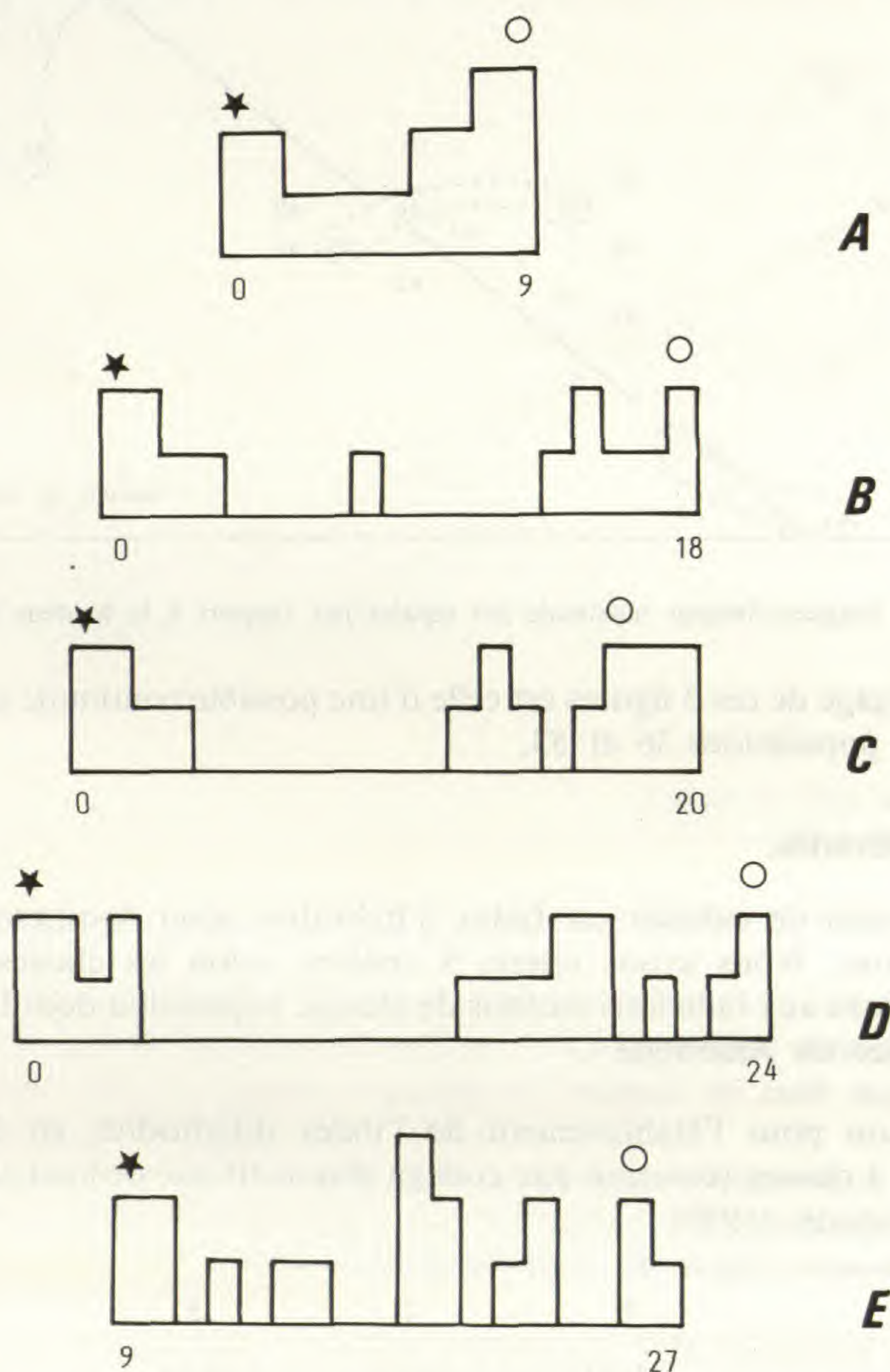
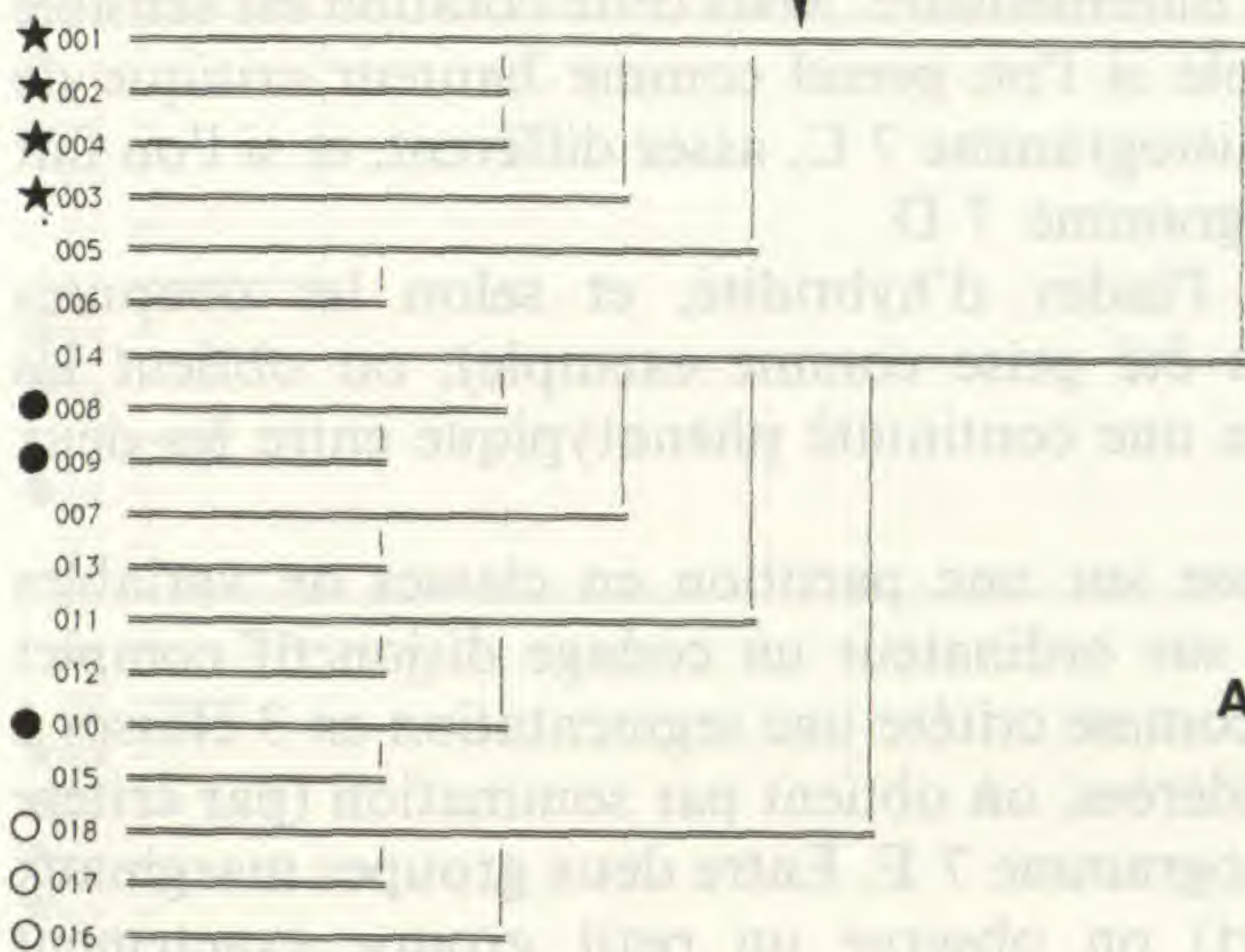
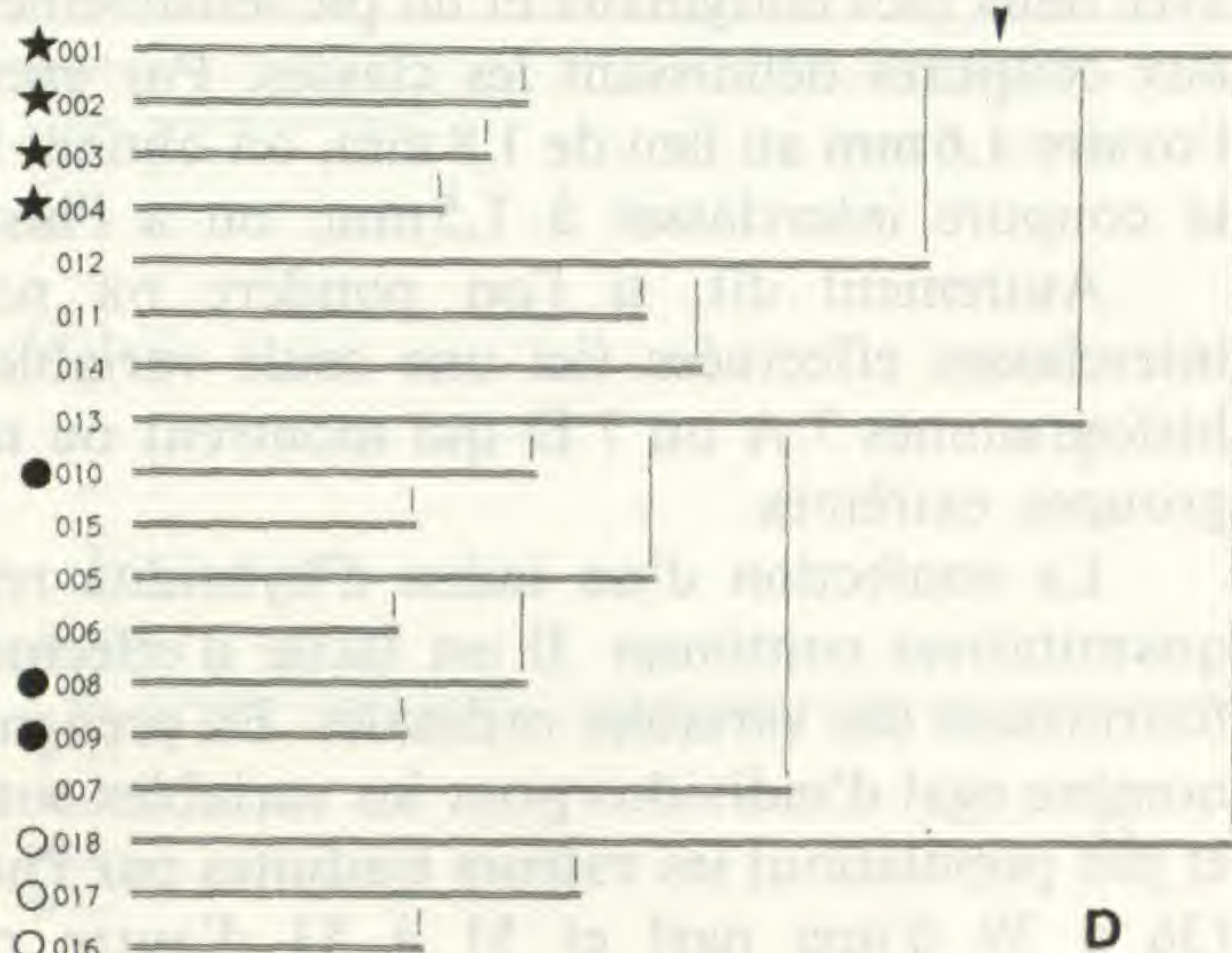
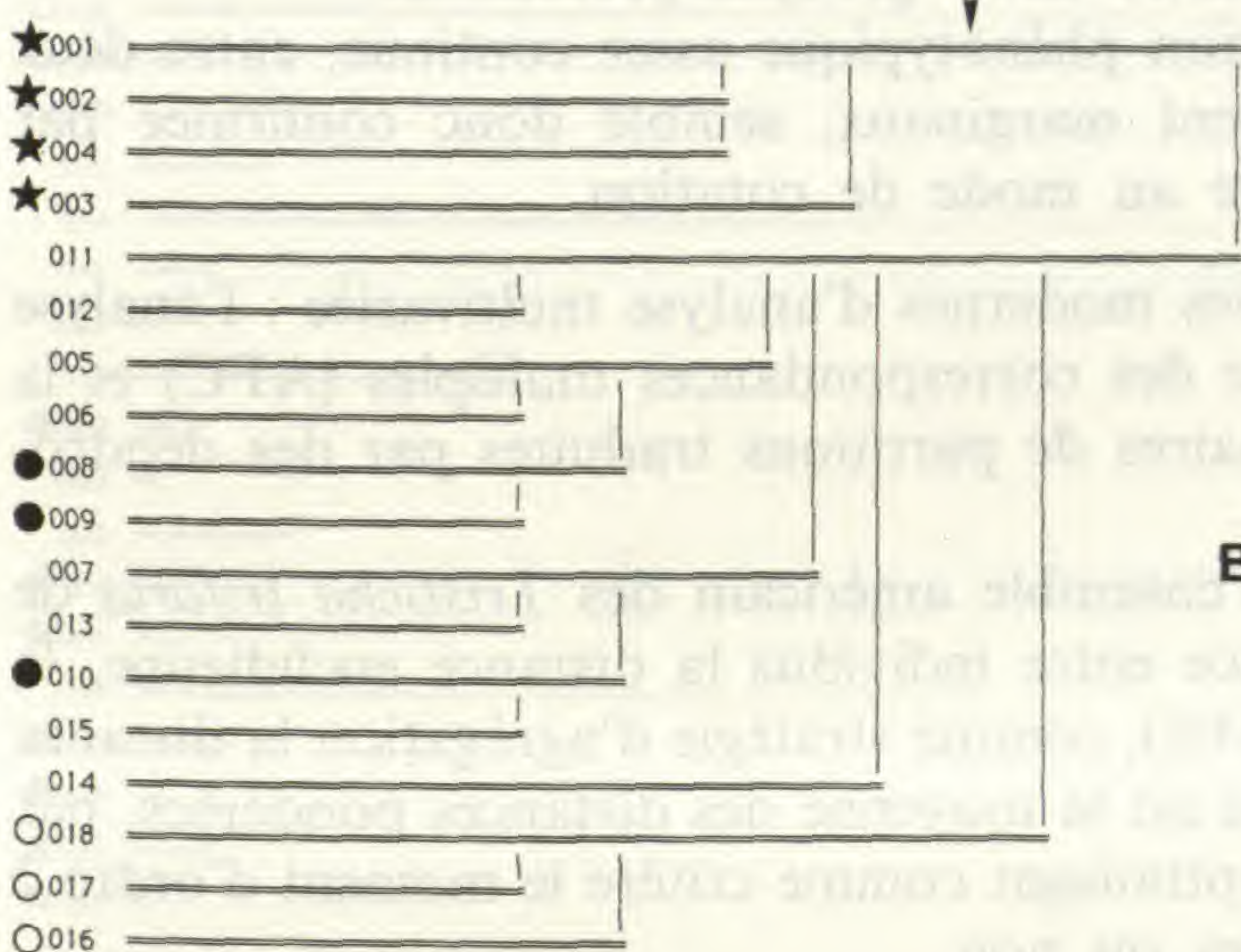


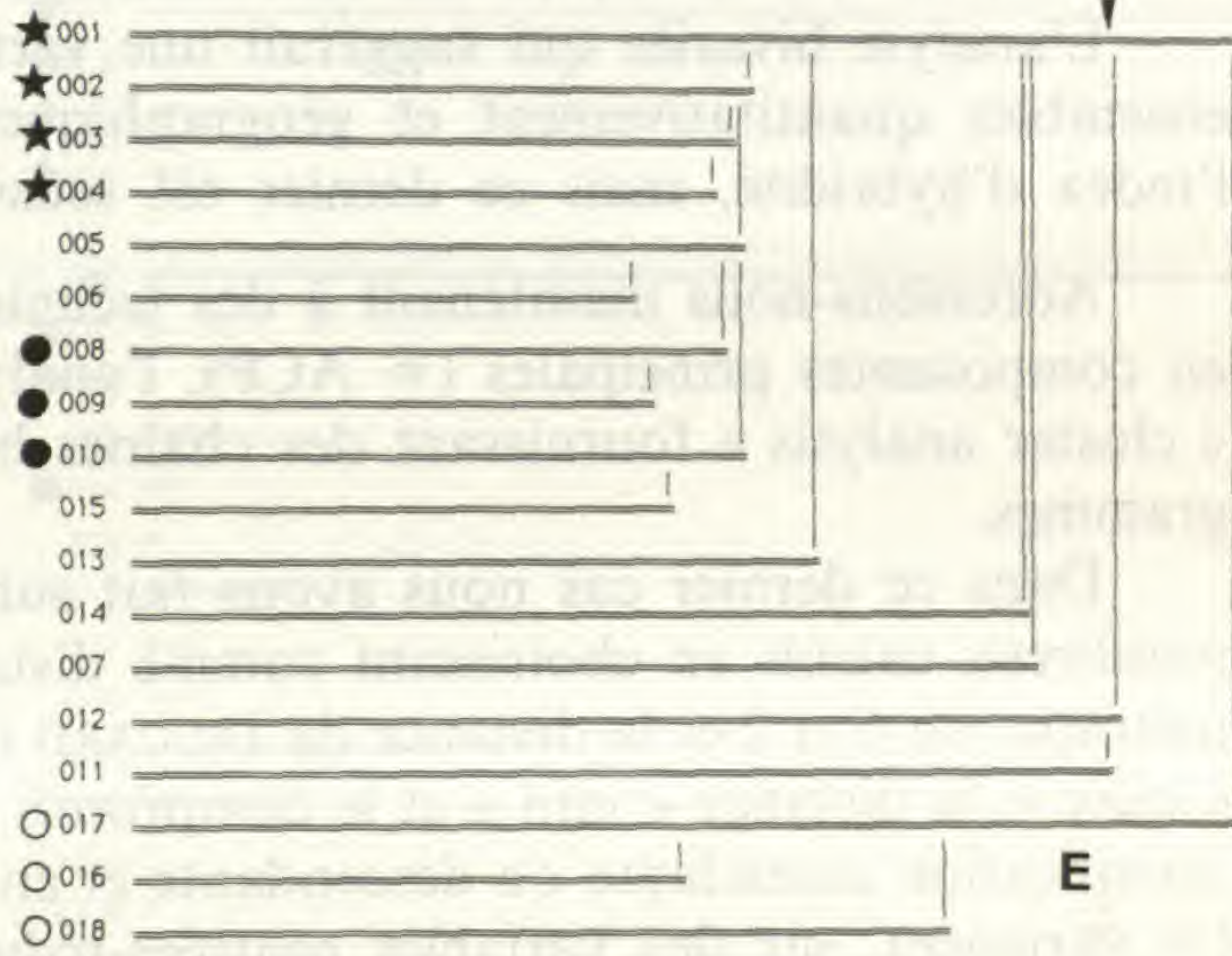
Fig. 7. — Index d'hybridité : **A**, index non pondéré ; **B**, **C**, **D**, index pondéré (voir texte) ; **E**, index obtenu par codage disjonctif sur ordinateur.

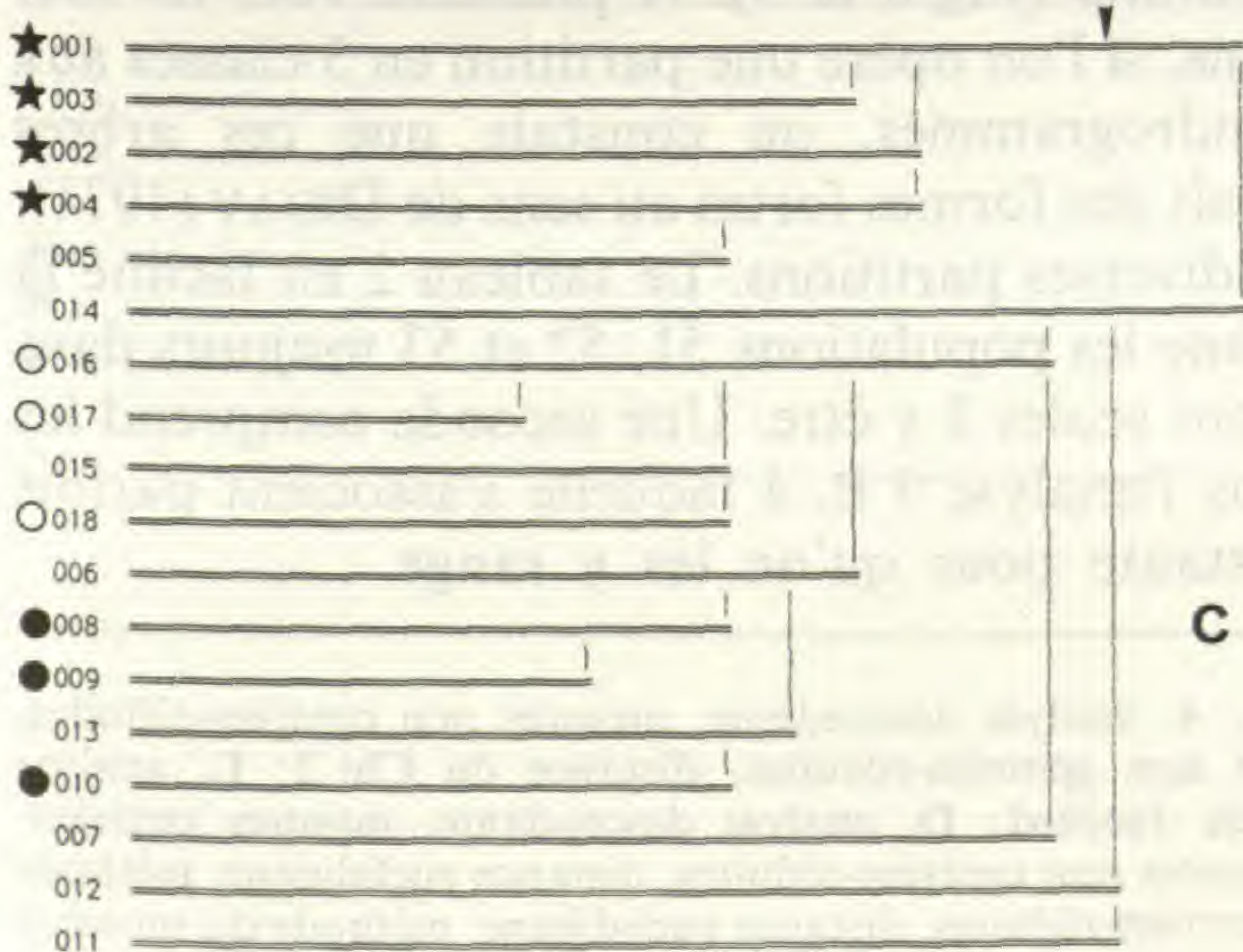
Fig. 8. — Arbres hiérarchiques obtenus par « clustering » en analyse ascendante : **A**, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie max ; **B**, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie moyenne ; **C**, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie min ; **D**, mesures centrées-réduites, distance du Chi 2, stratégie max ; **E**, mesures centrées-réduites, distance du Chi 2, stratégie min ; **F**, mesures centrées-réduites, distance de Jaccard, stratégie max. Les flèches indiquent les emplacements des coupures en 3 classes, les étoiles les populations 36 à 40, les points noirs les populations 43 à 45, les cercles blancs les populations 51 à 53.

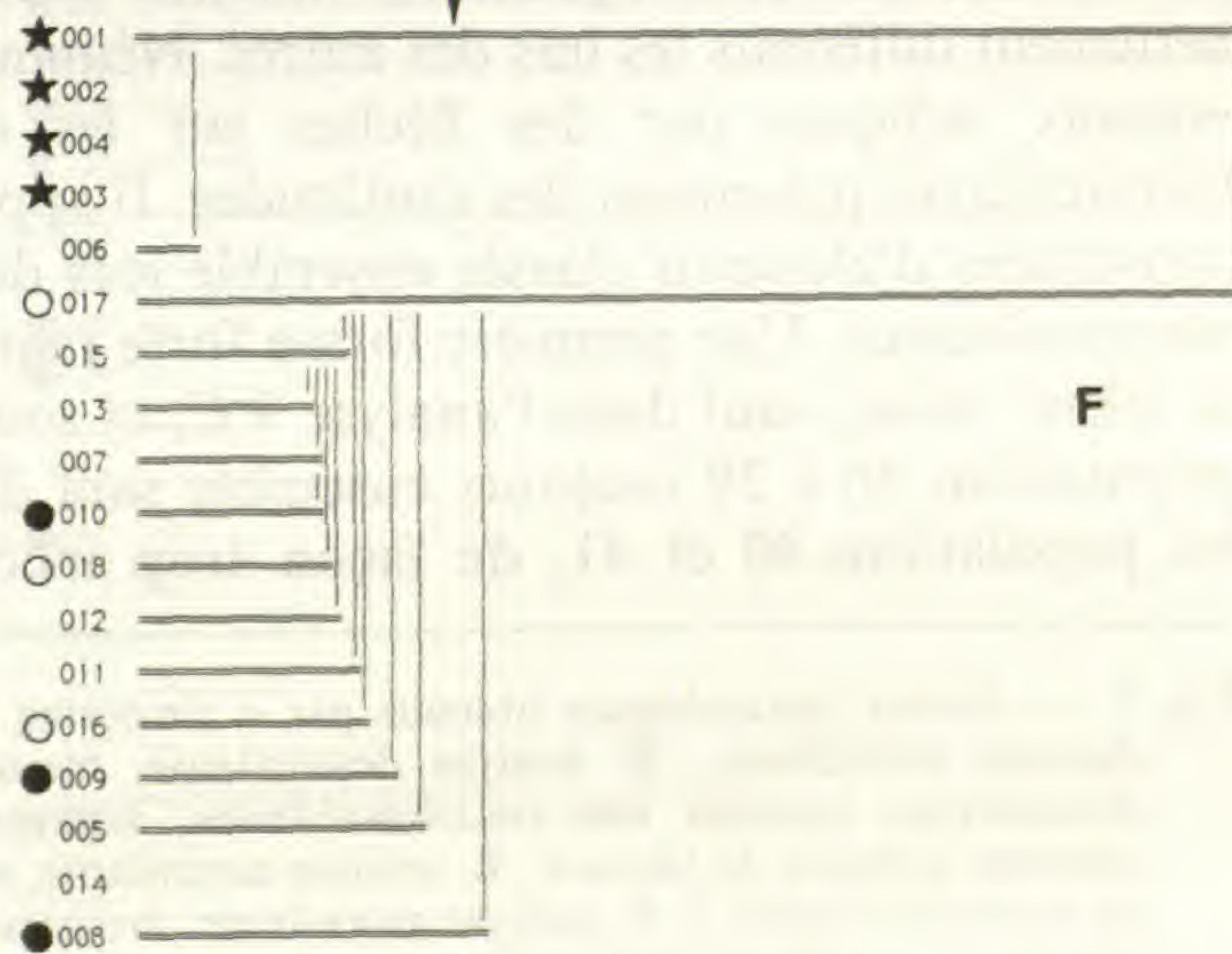

★001
★002
★004
★003
005
006
014
●008
●009
007
013
011
012
●010
015
○018
○017
○016
A


★001
★002
★003
★004
012
011
014
013
●010
015
005
006
●008
●009
007
○018
○017
○016
D


★001
★002
★004
★003
011
012
005
006
●008
●009
007
013
●010
015
014
○018
○017
○016
B


★001
★002
★003
★004
005
006
●008
●009
●010
015
013
014
007
012
011
○017
○016
○018
E


★001
★003
★002
★004
005
014
○016
○017
015
○018
006
●008
●009
013
●010
007
012
011
C


★001
★002
★004
★003
006
○017
015
013
007
●010
○018
012
011
○016
●009
005
014
●008
F

aux autres une cote de 0 ou 1 (Fig. 7, B) donne un histogramme à deux discontinuités nettes, avec deux pics marginaux et un pic sensiblement intermédiaire. Mais cette cotation est sensible aux coupures définissant les classes. Par exemple si l'on prend comme hauteur critique de l'ovaire 1,6 mm au lieu de 1,8 mm, on obtient l'histogramme 7 C, assez différent, et si l'on fait la coupure interclasses à 1,5 mm, on a l'histogramme 7 D.

Autrement dit, si l'on pondère ou non l'index d'hybridité, et selon les coupures interclasses effectuées (ici une seule variable a été prise comme exemple), on obtient les histogrammes 7 A ou 7 D qui montrent ou non une continuité phénotypique entre les deux groupes extrêmes.

La confection d'un index d'hybridité repose sur une partition en classes de variables quantitatives continues. Il est facile d'effectuer sur ordinateur un codage disjonctif complet fournissant des variables ordinales. En prenant comme critère une segmentation en 3 classes à nombre égal d'individus pour les variables considérées, on obtient par sommation (par critère et par population) les valeurs traduites par l'histogramme 7 E. Entre deux groupes marginaux (36 à 39 d'une part et 51 à 53 d'autre part) on observe un petit groupe exactement intermédiaire (43 à 47) et des intermédiaires entre les 3 groupes précédents.

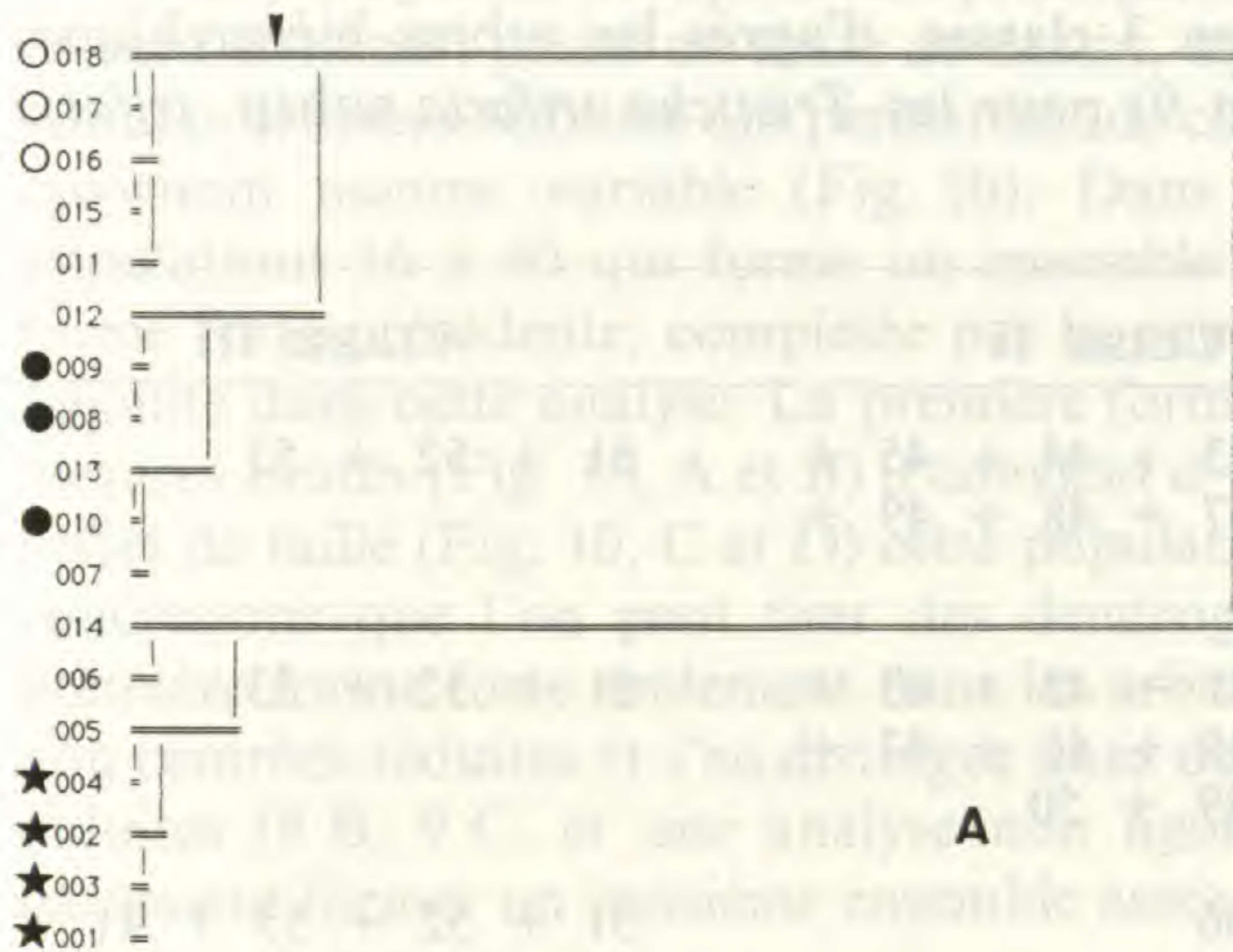
L'analyse bivariée qui suggérait une variation phénotypique assez continue, entre deux ensembles quantitativement et géographiquement marginaux, semble donc confirmée par l'index d'hybridité, mais ce dernier est sensible au mode de cotation.

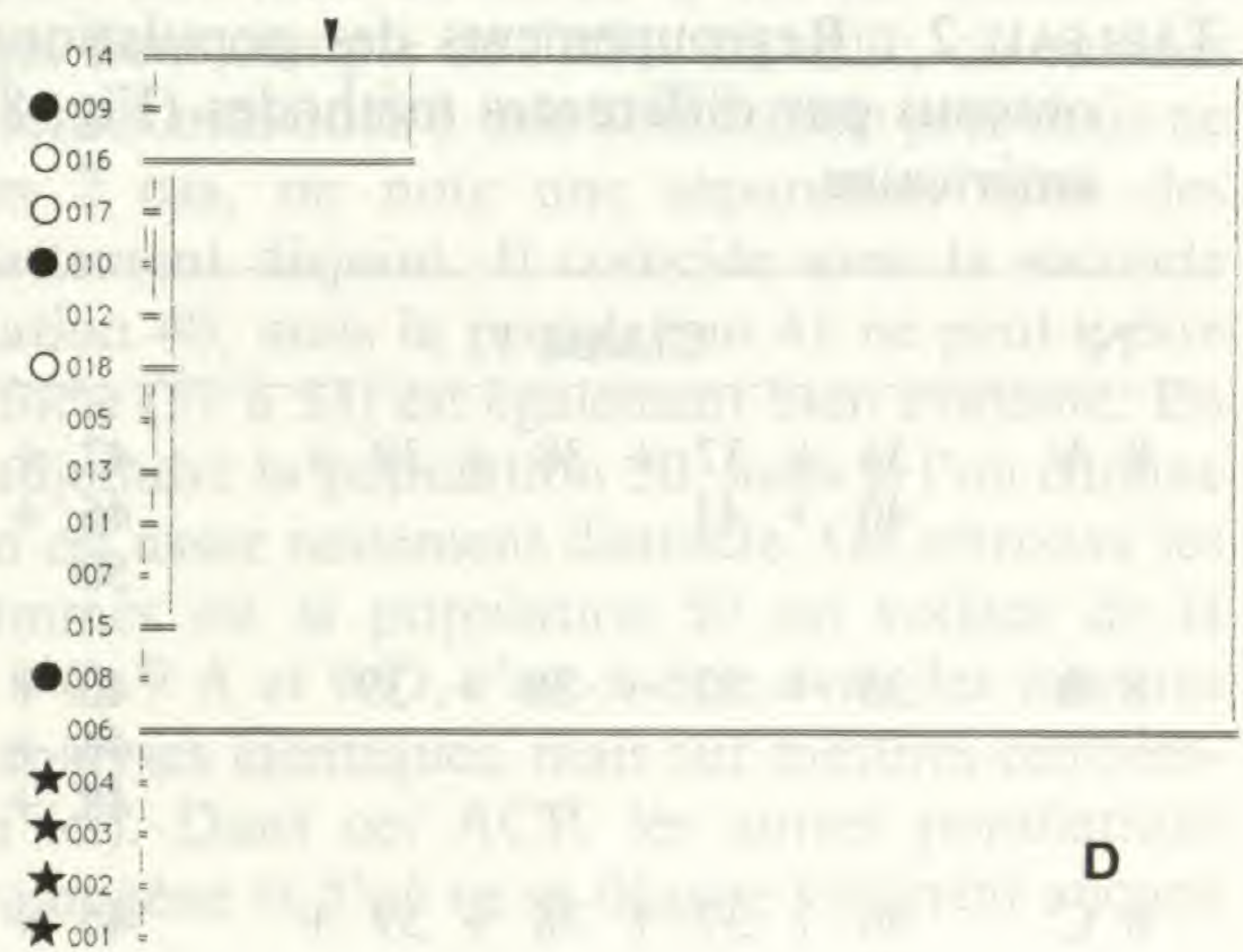
Adressons-nous maintenant à des techniques modernes d'analyse multivariée : l'analyse en composantes principales (= ACP), l'analyse des correspondances multiples (AFC) et la « cluster analysis » fournissant des chaînes binaires de partitions traduites par des dendrogrammes.

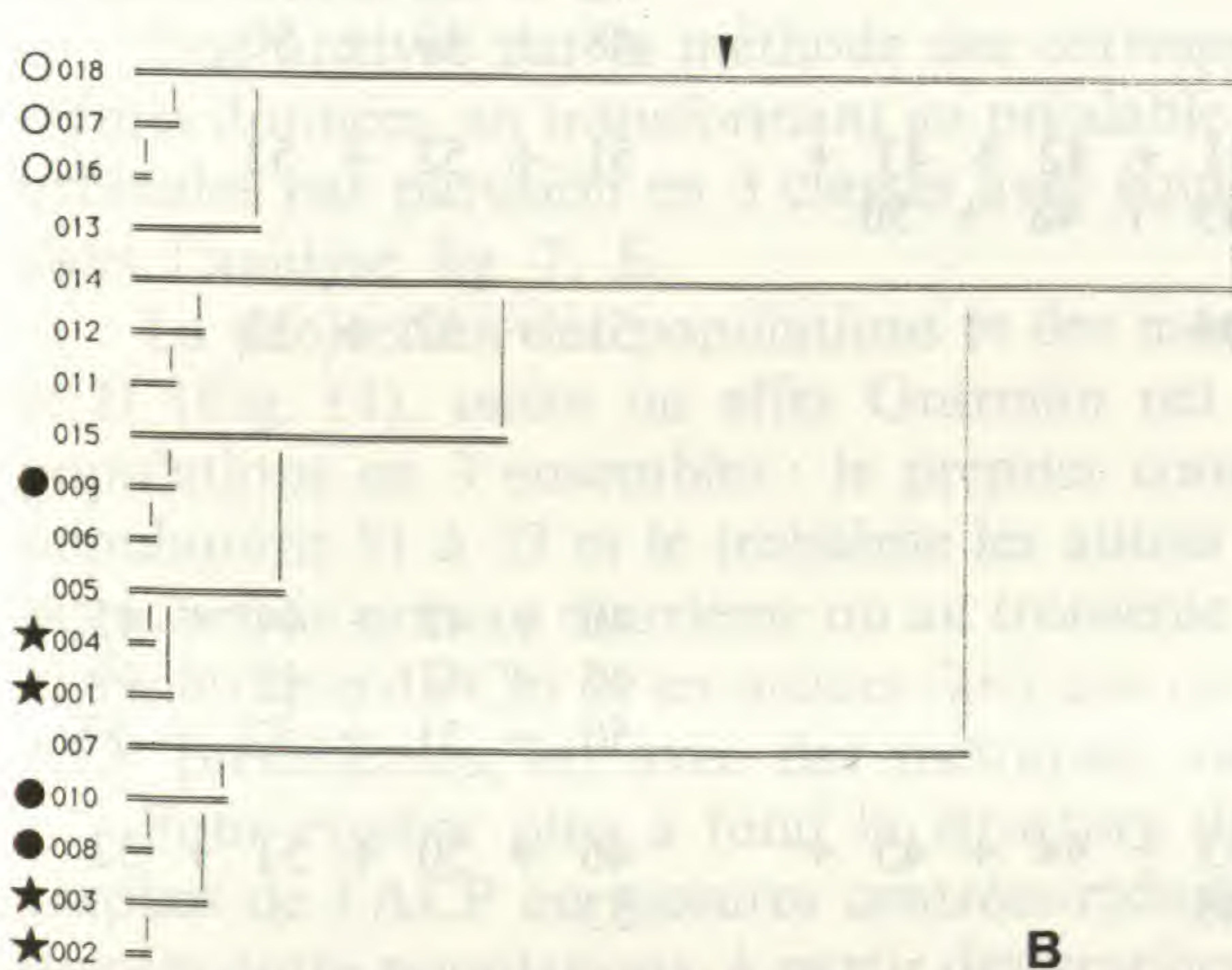
Dans ce dernier cas nous avons fait sur l'ensemble américain des *Tristicha trifaria* de nombreux calculs en choisissant comme distance entre individus la distance euclidienne, la métrique du Chi 2 et la distance de Jaccard (1908), comme stratégie d'agrégation la distance « max », la distance « min » et le compromis qu'est la moyenne des distances pondérées, par classification ascendante ou descendante et en optimisant comme critère le moment d'ordre 2 (= variance), sur des variables centrées-réduites ou non.

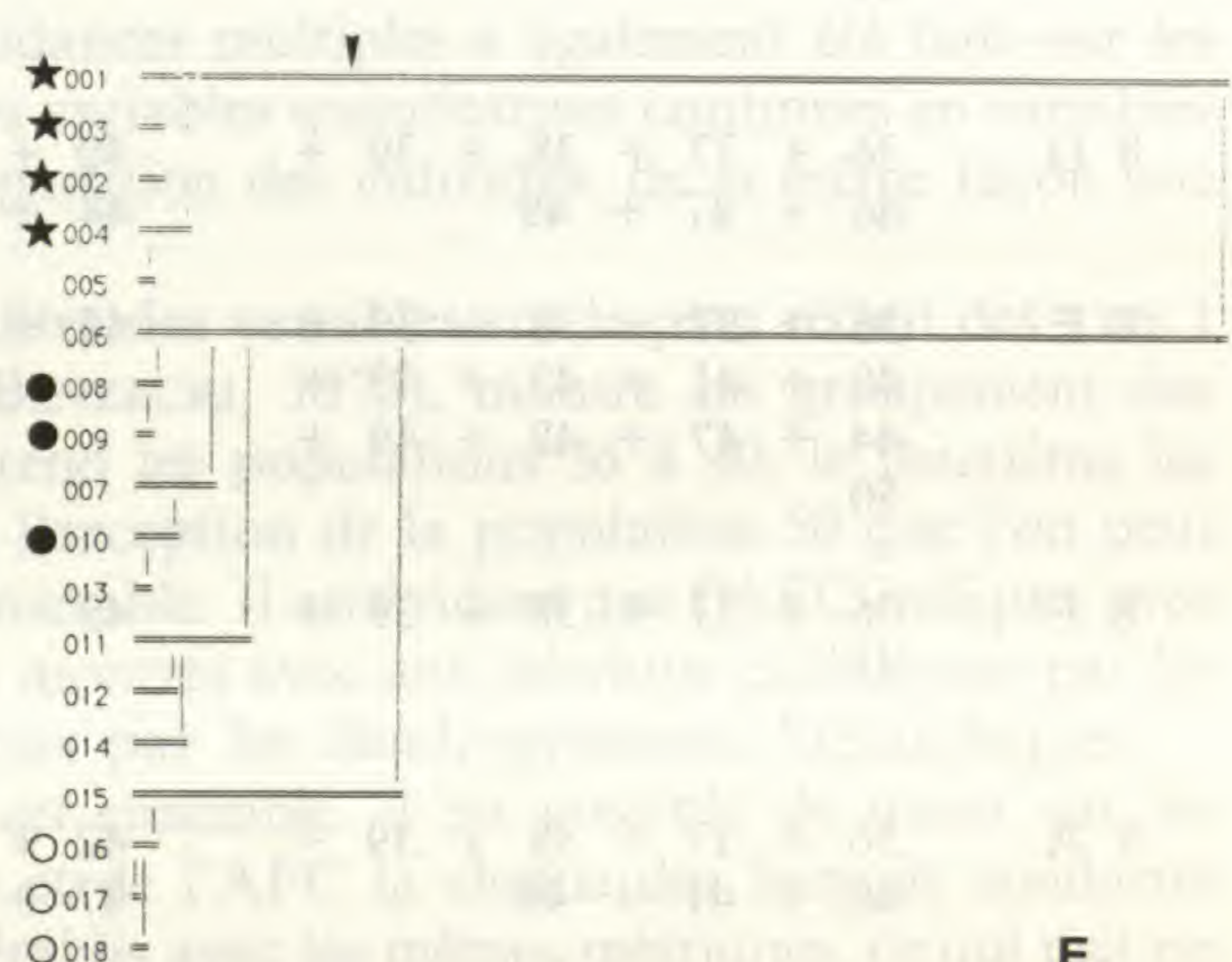
Douze des dendrogrammes obtenus sont donnés (Fig 8 et 9). A première vue, ils sont nettement différents les uns des autres. Néanmoins, si l'on opère une partition en 3 classes aux niveaux indiqués par des flèches sur les dendrogrammes, on constate que ces arbres hiérarchiques présentent des similitudes. Il apparaît des formes fortes au sens de Diday (1971), constituées d'éléments classés ensemble lors des diverses partitions. Le tableau 2 en facilite la reconnaissance. Une première forme forte regroupe les populations 51, 52 et 53 toujours dans la même classe, sauf dans l'analyse 9 C, et souvent seules à y être. Une seconde comprend les populations 36 à 39 toujours ensemble sauf dans l'analyse 9 B, à laquelle s'associent parfois les populations 40 et 41, de façon trop inconstante pour qu'on les y range.

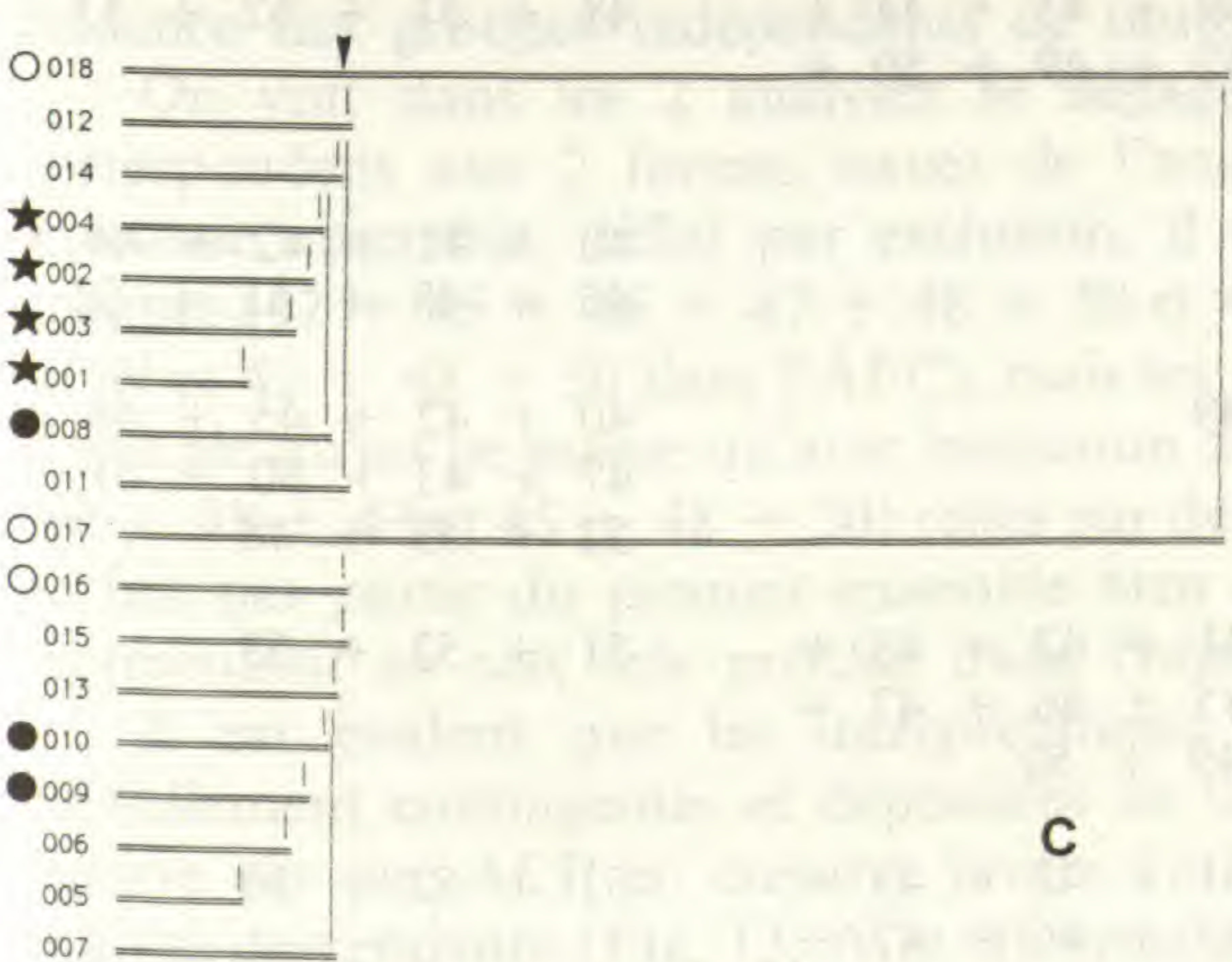
Fig. 9. — Arbres hiérarchiques obtenus par « clustering » : **A**, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne; **B**, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance du Chi 2; **C**, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance de Jaccard; **D**, analyse descendante, mesures centrées-réduites, distance de Jaccard; **E**, analyse ascendante, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne, méthode du moment d'ordre 2; **F**, analyse ascendante, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, méthode du moment d'ordre 2. Les flèches indiquent les emplacements des coupures en 3 classes, les étoiles les populations 36 à 40, les points noirs les populations 43 à 45 et les cercles blancs les populations 51 à 53.


018
017
016
015
011
012
009
008
013
010
007
014
006
005
004
002
003
001
A


014
009
016
017
010
012
018
005
013
011
007
015
008
006
004
003
002
001
D


018
017
016
013
014
012
011
015
009
006
005
004
001
007
010
008
003
002
B


001
003
002
004
005
006
008
009
007
010
013
011
012
014
015
016
017
018
E


018
012
014
004
002
003
001
008
011
017
016
015
013
010
009
006
005
007
C

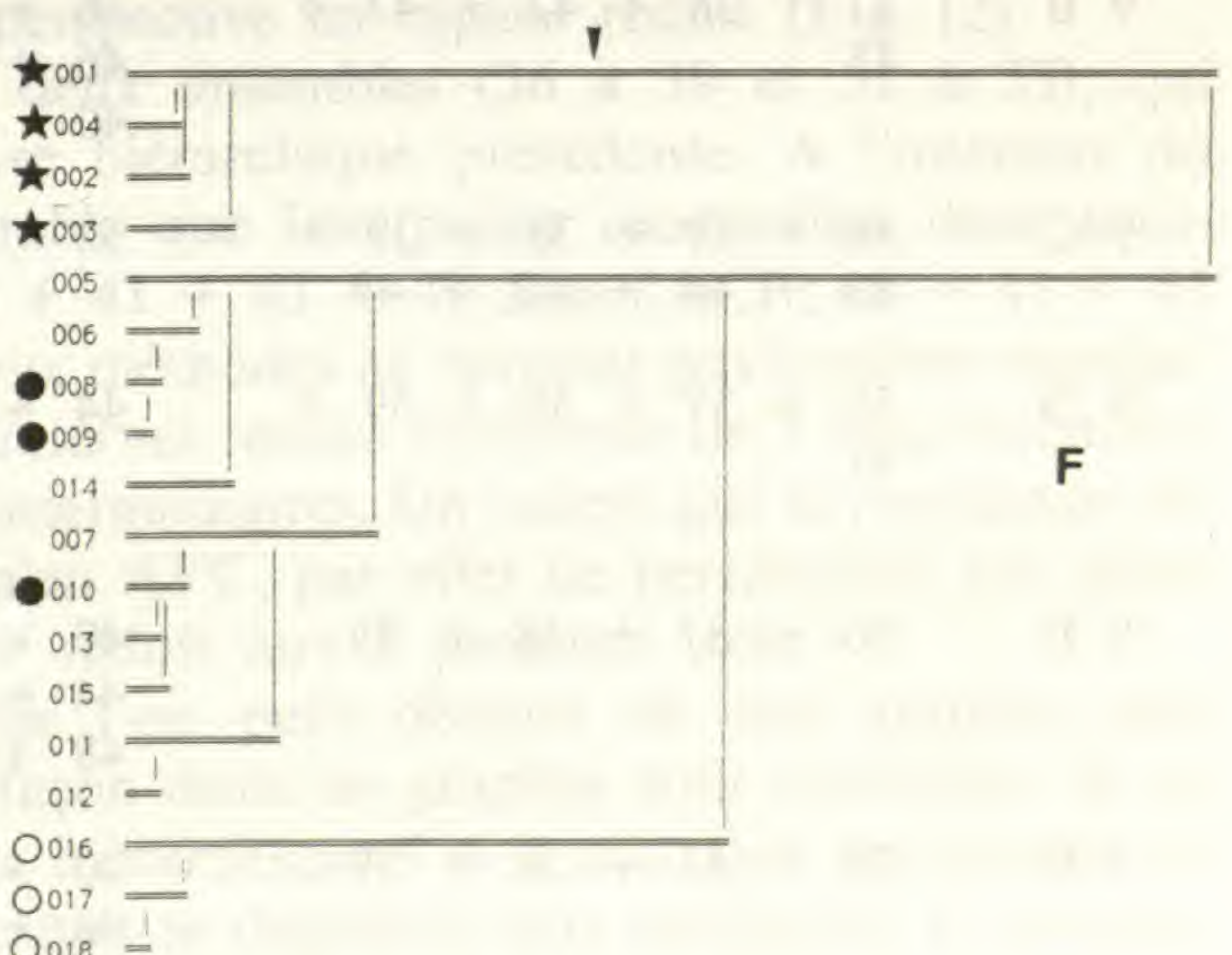

001
004
002
003
005
006
008
009
014
007
010
013
015
011
012
016
017
018
F

TABLEAU 2 : Regroupements des populations en 3 classes, d'après les arbres hiérarchiques obtenus par différentes méthodes (Fig. 8 et 9) pour les *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* américains.

N°	CLASSE I	CLASSE II	CLASSE III
8 A	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41	42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
8 B	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
8 C	36 + 37 + 38 + 39 + 40	45 + 46	51 + 52 + 53 + 41 + 42 + 43 + 44 + 47 + 48 + 49 + 50
8 D	36 + 37 + 38 + 39 + 46 + 47 + 49	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 48 + 50	51 + 52 + 53
8 E	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 47 + 48 + 49 + 50	45 + 46	51 + 52 + 53
8 F	36 + 37 + 38 + 39 + 41	43	40 + 42 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50 + 51 + 52 + 53
9 A	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41 + 49	42 + 43 + 44 + 45 + 47 + 48	46 + 50 + 51 + 52 + 53
9 B	37 + 38 + 42 + 43 + 45	36 + 39 + 41 + 44 + 46 + 47 + 49 + 50 + 40	48 + 51 + 52 + 53
9 C	36 + 37 + 38 + 39 + 43 + 46 + 47 + 49	53	40 + 41 + 42 + 44 + 45 + 48 + 51 + 52
9 D	36 + 37 + 38 + 39 + 41	44 + 49	40 + 42 + 45 + 46 + 47 + 43 + 50 + 51 + 52 + 53 + 48
9 E	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
9 F	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53

Une analyse en composantes principales peut être faite en mode Q sur les mesures en valeurs absolues, prises en unité de dessin, ce qui tient compte de l'effet de taille, ou sur des mesures centrées-réduites qui permettent de classer les individus à une homothétie près mais ne favorisent aucune variable (Fig. 10). Dans les 2 cas, on note une séparation nette des populations 36 à 40 qui forme un ensemble nettement disjoint. Il coïncide avec la seconde forme forte précédente, complétée par la population 40, mais la population 41 ne peut y être adjointe dans cette analyse. La première forme forte (51 à 53) est également bien évidente. En mesures brutes (Fig. 10, A et B) il convient d'y adjoindre la population 50, mais si l'on élimine l'effet de taille (Fig. 10, C et D) cette population est assez nettement distincte. On retrouve les conclusions que l'on peut tirer des dendrogrammes où la population 50 est voisine de la première forme forte seulement dans les arbres 8 C, 9 A et 9 D, c'est-à-dire avec des mesures non centrées-réduites et s'en distingue dans des analyses identiques, mais sur mesures centrées-réduites (8 B, 9 C, et une analyse non figurée ici). Dans ces ACP, les autres populations paraissent former un troisième ensemble assez homogène et d'où ne se dégage vraiment aucune structure interne.

Une analyse par la méthode des correspondances multiples a également été faite sur les mêmes données, en transformant au préalable les variables quantitatives continues en variables ordinales par partition en 3 classes avec équirépartition des individus, de la même façon que dans l'analyse fig. 7, E.

La projection des populations et des modalités des variables sur le plan réduit des axes I et II (Fig. 11), outre un effet Guttman net (Benzecri, 1973), montre un groupement des populations en 3 ensembles : le premier comprend les populations 36 à 40, le deuxième les populations 51 à 53 et le troisième les autres à l'exception de la population 50 que l'on peut rattacher ou non au deuxième ou au troisième ensemble. Il est évident que l'AFC indique, avec une métrique du Chi 2, les mêmes faits que ceux montrés avec une métrique euclidienne par les ACP précédentes, et, avec des métriques variées par les dendrogrammes hiérarchiques.

Pour étudier plus à fond la structure de cet ensemble, il est possible de tracer sur les graphes de l'ACP en mesures centrées-réduites et de l'AFC la chaîne des liens de similarité simples entre populations, à partir des graphes établis avec les mêmes métriques, ce qui met en évidence des groupes indépendants de toute perspective en espace réduit (Fig. 12).

On voit dans les 2 analyses se dégager deux ensembles (36 à 39 et 51 à 53), qui correspondent aux 2 formes issues de l'analyse hiérarchique précédente. A l'intérieur du troisième ensemble, défini par exclusion, il semble que l'on puisse reconnaître deux sous-groupes (42 + 45 + 46 + 47 + 48 + 50 et 40 + 41 + 43 + 49 dans l'ACP ; 40 + 41 + 43 + 44 et 45 + 48 + 50 dans l'AFC), mais les deux méthodes ne donnent pas le même résultat. Il semble qu'on ne puisse qu'avec beaucoup de réserves retenir l'existence de 2 sous-ensembles (40 + 41 + 43 et 45 + 48 + 50) reliés par des intermédiaires. On notera que la population 40 ne fait pas partie du premier ensemble bien qu'en AFC, par effet de perspective, son point représentatif en soit très proche, dans l'espace réduit aux 3 premiers axes.

Il est évident que les interprétations que l'on peut déduire de tels graphes sont partiellement contingentes et dépendent de la façon dont les graphes sont construits. Si on reporte sur une ACP en mesures brutes l'arbre hiérarchique 9 A à métrique euclidienne en analyse descendante (Fig. 13, A et B), trois groupes se dégagent sans ambiguïté. Le premier comprend les populations 46, et 50 à 53, ce qui est voisin d'une des formes fortes précédentes. Mais les deux autres sous-ensembles (36 à 41 et 49 d'une part, et 42 à 45 + 47 et 48 d'autre


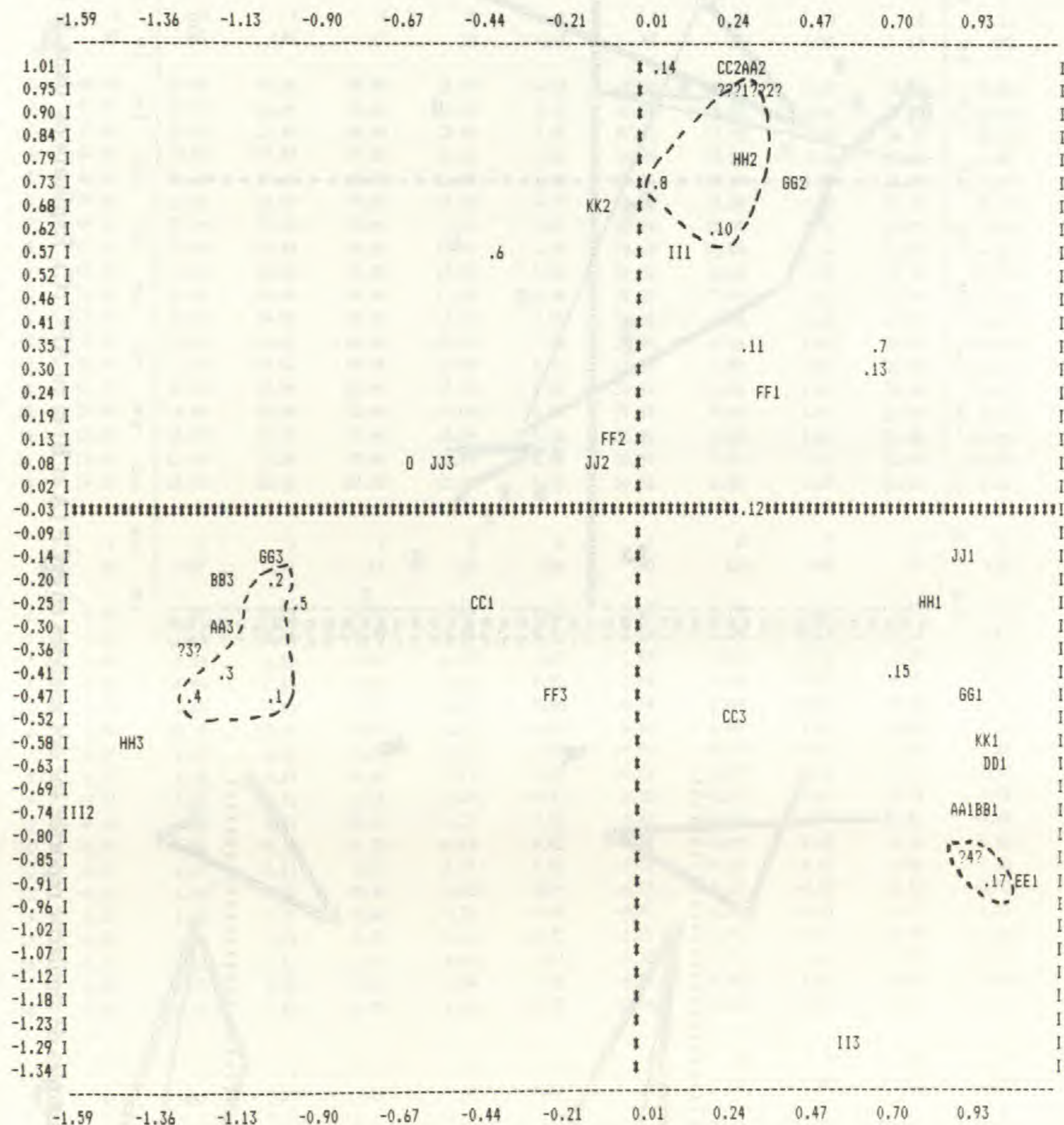


Fig. 10. — Analyse en Composantes Principales en mode Q : **A** et **B**, mesures non centrées-réduites ; **C** et **D**, mesures centrées-réduites. Les nombres indiquent les numéros des populations avec un décalage de — 35 (ex. : 1 = population 36 ; 18 = population 53). Explication dans le texte.

GRAPHE 1 2
AXE HORIZONTAL : 1 AXE VERTICAL : 2

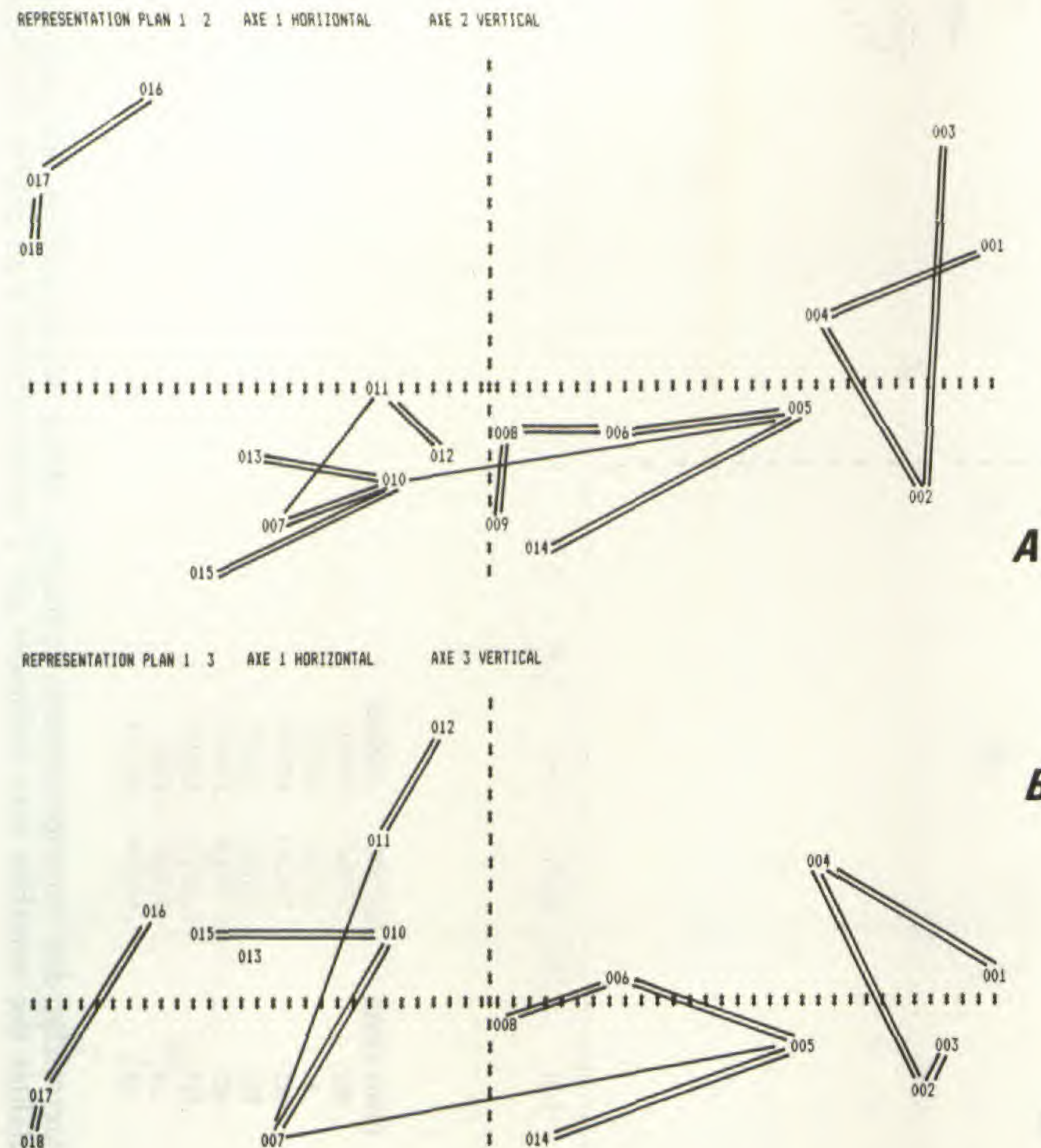
PROJECTION DES INDIVIDUS ET DES MODALITES DES VARIABLES



POINTS CACHES

POINTS VUS	POINTS CACHES	ABSCISSE	ORDONNEE
?1	BB2	.2300662	.9776912
?1	.9	.2694764	.9484612
?2	DD2	.3201296	.9774262
?2	EE2	.3342964	.9266104
?3	DD3	-1.287136	-.3346119
?3	EE3	-1.287136	-.3346119
?4	.16	.9026502	-.83002
?4	.18	.9112574	-.8637179

Fig. 11. — Analyse factorielle des correspondances multiples. Même numérotation des populations que dans la figure 10. Les modalités des variables sont indiquées par 2 lettres suivies d'un chiffre. Explication dans le texte.



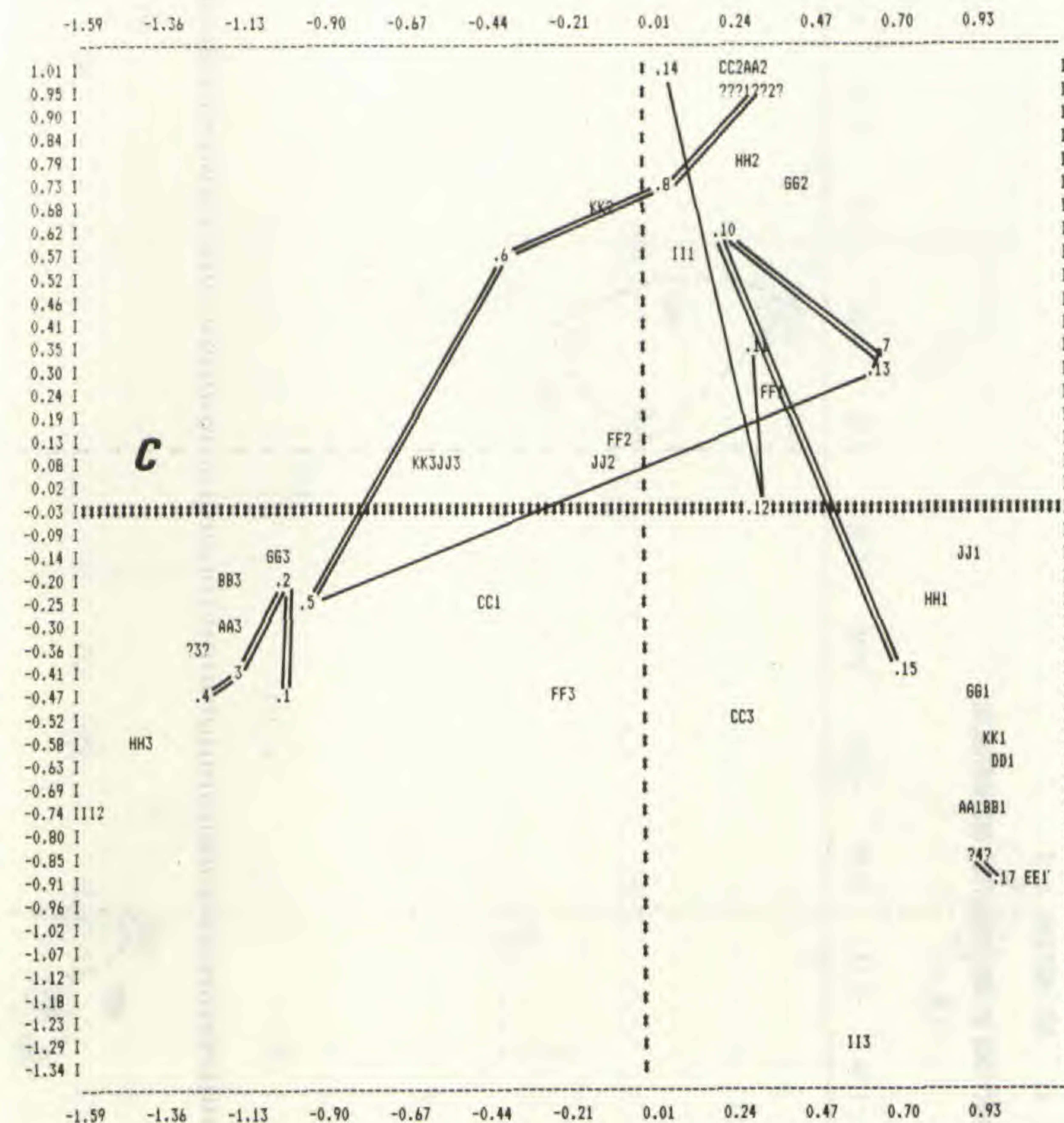


Fig. 12. — Chaîne des liens simples de similarité reportée sur des analyses en ACP (**A** et **B**) et en AFC (**C**). Explications dans le texte.

TABLEAU 3 : Mesures en unités de dessin brutes (**A**), en valeurs centrées-réduites (**B**) et en classes (**C**), pour les variables. HO, hauteur de l'ovaire ; HST, hauteur du tube tépalaire ; HT, longueur des tépales ; LA, longueur de l'anthère ; LB, longueur de la bractée ; LF, longueur du filet des étamines ; LMA, largeur maximale de l'anthère ; LMB, largeur maximale de la bractée ; LMS, largeur maximale des stigmates ; LMT, largeur maximale des tépales ; LS, longueur des stigmates.

A

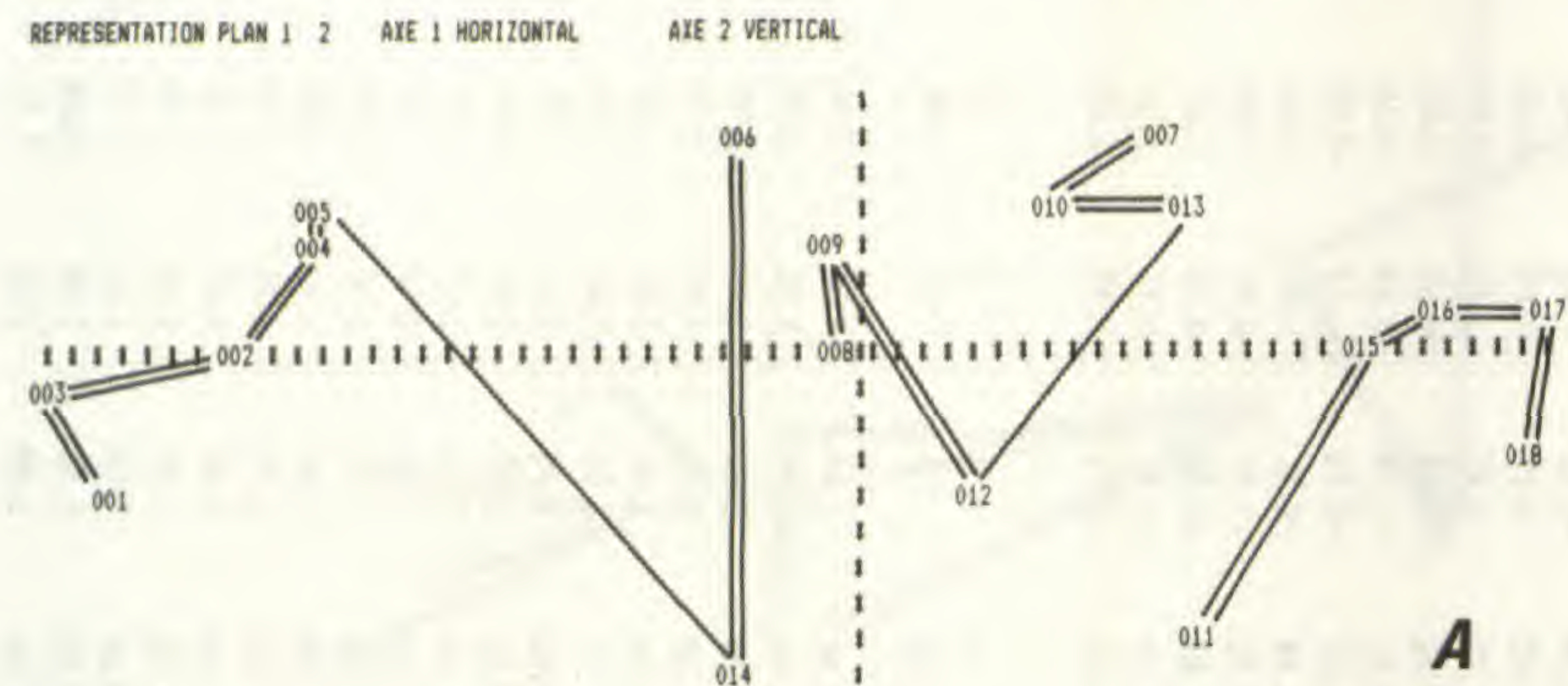
	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	48.00	37.00	15.00	58.00	24.00	6.00	42.00	18.00	3.00	39.00	19.00
2	47.00	39.00	16.00	52.00	25.00	5.00	46.00	16.00	1.00	31.00	16.00
3	49.00	40.00	20.00	60.00	25.00	8.00	47.00	17.00	2.00	36.00	12.00
4	44.00	32.00	14.00	59.00	21.00	7.00	43.00	15.00	2.00	29.00	15.00
5	46.00	30.00	20.00	60.00	22.00	6.00	40.00	15.00	1.00	28.00	19.00
6	39.00	23.00	18.00	49.00	23.00	6.00	38.00	14.00	1.00	22.00	15.00
7	40.00	25.00	20.00	34.00	17.00	5.00	30.00	10.00	1.00	15.00	7.00
8	42.00	27.00	20.00	42.00	19.00	6.00	33.00	11.00	1.00	26.00	14.00
9	40.00	25.00	18.00	45.00	18.00	5.00	37.00	8.00	1.00	24.00	15.00
10	36.00	20.00	16.00	40.00	17.00	6.00	38.00	9.00	1.00	21.00	10.00
11	35.00	20.00	18.00	29.00	17.00	7.00	32.00	8.00	1.00	32.00	15.00
12	35.00	18.00	15.00	45.00	18.00	7.00	28.00	8.00	1.00	32.00	15.00
13	36.00	16.00	19.00	40.00	15.00	6.00	31.00	6.00	1.00	20.00	11.00
14	40.00	30.00	19.00	42.00	17.00	4.00	33.00	11.00	1.00	39.00	13.00
15	32.00	16.00	15.00	32.00	14.00	5.00	29.00	9.00	1.00	22.00	8.00
16	29.00	15.00	21.00	30.00	15.00	8.00	32.00	7.00	3.00	21.00	10.00
17	28.00	12.00	23.00	29.00	12.00	6.00	30.00	7.00	3.00	20.00	10.00
18	24.00	18.00	22.00	27.00	12.00	5.00	30.00	5.00	3.00	24.00	9.00

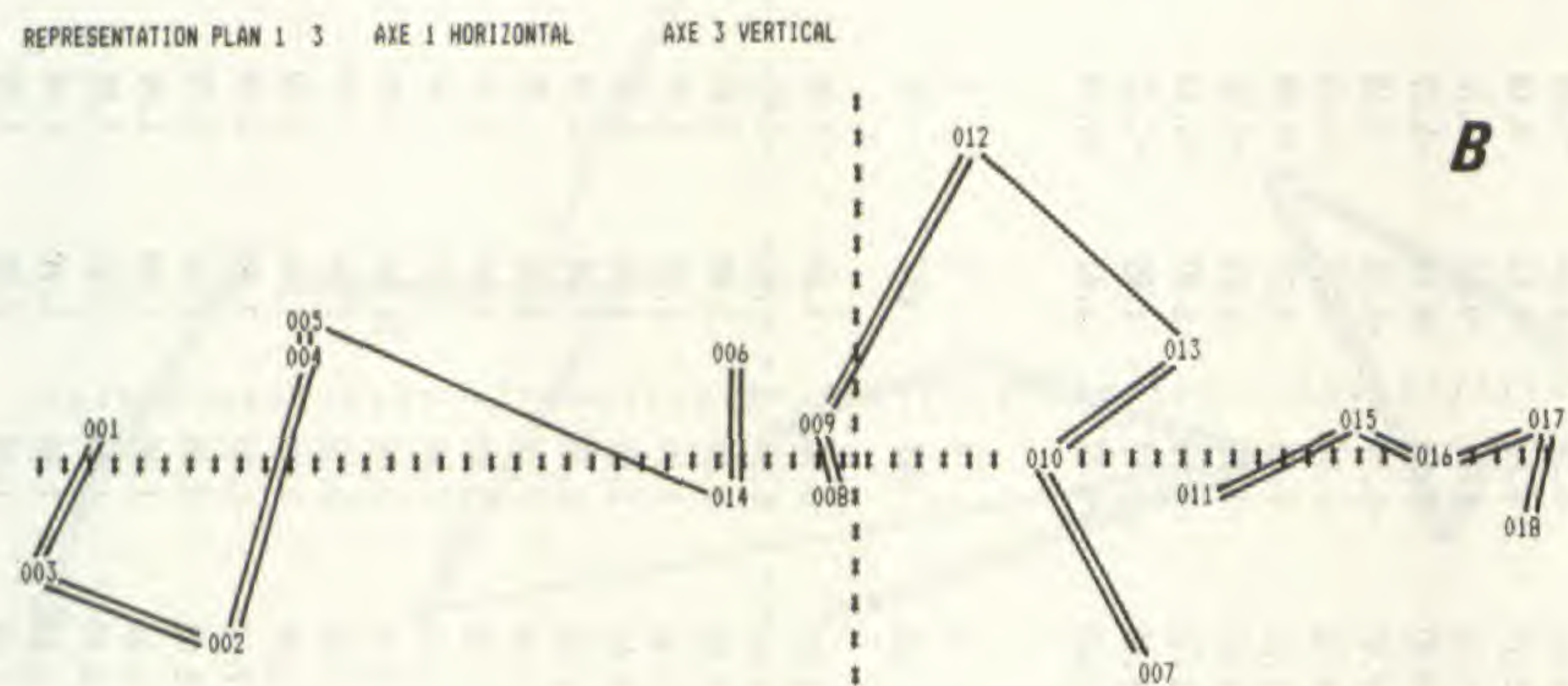
B

	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	1.35	1.45	-1.25	1.32	1.35	0.00	1.07	1.78	1.69	1.77	1.72
2	1.21	1.68	-0.87	0.79	1.59	-0.92	1.74	1.29	-0.65	0.62	0.87
3	1.49	1.80	0.65	1.49	1.59	1.84	1.90	1.54	0.52	1.33	-0.27
4	0.79	0.86	-1.63	1.40	0.63	0.92	1.24	1.04	0.52	0.33	0.58
5	1.07	0.63	0.65	1.49	0.87	0.00	0.74	1.04	-0.65	0.18	1.72
6	0.09	-0.19	-0.11	0.53	1.11	0.00	0.41	0.80	-0.65	-0.68	0.58
7	0.23	0.05	0.65	-0.78	-0.33	-0.92	-0.91	-0.19	-0.65	-1.69	-1.69
8	0.51	0.28	0.65	-0.08	0.15	0.00	-0.41	0.05	-0.65	-0.10	0.30
9	0.23	0.05	-0.11	0.18	-0.09	-0.92	0.25	-0.69	-0.65	-0.39	0.58
10	-0.33	-0.54	-0.87	-0.26	-0.33	0.00	0.41	-0.44	-0.65	-0.82	-0.84
11	-0.47	-0.54	-0.11	-1.22	-0.33	0.92	-0.58	-0.69	-0.65	0.76	0.58
12	-0.47	-0.77	-1.25	0.18	-0.09	0.92	-1.24	-0.69	-0.65	0.76	0.58
13	-0.33	-1.00	0.27	-0.26	-0.82	0.00	-0.74	-1.18	-0.65	-0.97	-0.55
14	0.23	0.63	0.27	-0.08	-0.33	-1.84	-0.41	0.05	-0.65	1.77	0.02
15	-0.89	-1.00	-1.25	-0.96	-1.06	-0.92	-1.07	-0.44	-0.65	-0.68	-1.40
16	-1.31	-1.12	1.03	-1.13	-0.82	1.84	-0.58	-0.93	1.69	-0.82	-0.84
17	-1.45	-1.47	1.80	-1.22	-1.54	0.00	-0.91	-0.93	1.69	-0.97	-0.84
18	-2.01	-0.77	1.42	-1.39	-1.54	-0.92	-0.91	-1.43	1.69	-0.39	-1.12

C

	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
2	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00
3	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	2.00
4	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00	3.00
5	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	1.00	2.00	3.00
6	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	2.00	3.00	2.00	1.00	2.00	3.00
7	2.00	2.00	3.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00
8	3.00	2.00	3.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
9	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	3.00
10	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	3.00	2.00	1.00	1.00	1.00
11	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	3.00	2.00	1.00	1.00	3.00	3.00
12	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	3.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00
13	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
14	2.00	3.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	3.00	2.00
15	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	1.00
16	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	3.00	2.00	1.00	3.00	1.00	1.00
17	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00
18	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	2.00	1.00





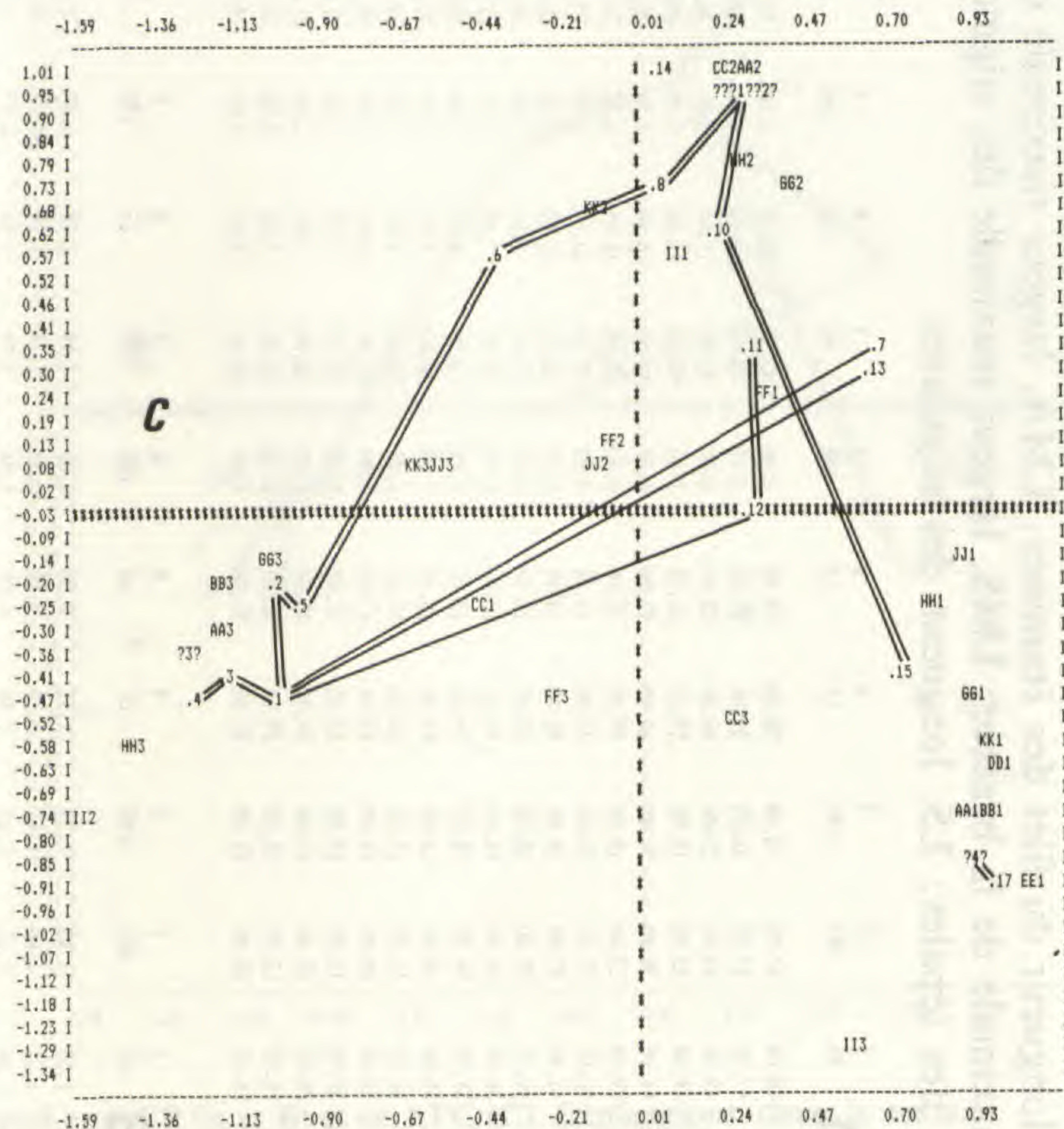


Fig. 13. — Chaîne des liens simples de similarité reportée sur des analyses en ACP (**A** et **B**) et en AFC (**C**). Explications dans le texte.

TABLEAU 4 : Matrices des coefficients de corrélations entre variables (même code que le tableau 3). A, matrice de corrélations totales; B, matrice de corrélations partielles (liaison entre 2 variables, les autres étant supposées constantes); C, coefficient de corrélation multiple.

***** MATRICE DE CORRELATIONS *****

CARACTERISTIQUES DU FICHIER : B:GCT

TITRE : TRISTICHA D'AMERIQUE

NOMBRE D'OBSERVATIONS : 18   NOMBRE DE VARIABLES : 11

MATRICE DE CORRELATIONS TOTALES

A

	HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
HT	1.000										
HST	0.910	1.000									
LMT	-0.393	-0.300	1.000								
LF	0.886	0.816	-0.436	1.000							
LA	0.911	0.875	-0.415	0.889	1.000						
LMA	0.053	-0.019	0.000	0.185	0.209	1.000					
HO	0.797	0.853	-0.312	0.832	0.864	0.206	1.000				
LS	0.889	0.894	-0.386	0.873	0.926	0.120	0.854	1.000			
LMS	-0.311	-0.081	0.346	-0.135	-0.197	0.317	0.034	-0.030	1.000		
LB	0.537	0.662	-0.337	0.545	0.549	0.101	0.468	0.568	0.057	1.000	
LMB	0.643	0.568	-0.373	0.721	0.706	0.123	0.553	0.621	-0.126	0.643	1.000

MATRICE DE CORRELATIONS PARTIELLES

B

	HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
HT	****										
HST	0.736	****									
LMT	0.005	0.227	****								
LF	0.393	-0.171	-0.150	****							
LA	-0.263	0.477	-0.054	0.010	****						
LMA	0.475	-0.697	0.111	0.011	0.631	****					
HO	-0.318	0.492	-0.140	0.319	0.103	0.255	****				
LS	0.386	-0.219	-0.136	0.118	0.644	-0.428	0.038	****			
LMS	-0.656	0.505	0.222	0.121	-0.592	0.615	0.033	0.601	****		
LB	-0.469	0.761	-0.300	0.042	-0.395	0.531	-0.407	0.219	-0.258	****	
LMB	0.373	-0.584	0.121	0.221	0.577	-0.515	0.118	-0.354	0.379	0.668	****

CORRELATIONS MULTIPLES

HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
0.980	0.985	0.626	0.939	0.979	0.822	0.931	0.967	0.871	0.892	0.892

C

part) sont bien différents des deux montrés par la figure 12. De même si l'on reporte sur l'AFC l'arbre hiérarchique 8 E obtenu par la métrique du Chi 2 avec stratégie « min », on obtient le graphe 13 C. La forme forte (51 à 53) se reconnaît immédiatement, mais toutes les autres populations peuvent y être considérées comme appartenant au même ensemble, à l'exception, peut-être des populations 42, 46, 47 et 48 que l'on ne sait où classer.

d) Interprétation.

Les analyses quantitatives précédentes reposent toutes sur des variations phénotypiques et prennent en compte les mêmes données. La comparaison de leurs résultats montre divers faits intéressants :

— Selon le type d'analyse, et surtout selon la procédure suivie dans chaque analyse, les résultats divergent assez nettement. A notre avis, seule la mise en évidence de formes fortes, ce qui revient à tester la sensibilité des analyses vis-à-vis des procédures techniques, permet des conclusions. Une seule analyse, fut-elle « moderne » ou, pire, un choix entre analyses divergentes sur des idées *a priori*, n'autorise réellement aucune conclusion.

— Dans l'exemple des *Tristicha trifaria* américains, deux formes fortes se dégagent de l'ensemble des analyses. La première est constituée des populations 51 à 53, c'est-à-dire qu'elle correspond à *Heterotristicha schroederi*; la seconde est formée par les populations 36 à 39 qu'on peut désigner comme *Potamobryon concinnum*. Les autres populations sont phénotypiquement intermédiaires sans que l'on puisse distinguer, au vue de l'ensemble des analyses, de structure interne nette. Cependant les populations 43 à 45 qui sont exactement médianes entre les deux formes fortes pour l'Index d'hybridité le sont aussi en ACP et en AFC. On a donc, en définitive, une composition globale en 2 formes fortes marginales, un ensemble médian moins net et des intermédiaires entre ces trois groupes (Fig. 14, A). Cette structure est manifestement liée à la distribution géographique (Fig. 14, B).

Le parallélisme entre la variation phénotypique et la distribution géographique conduit à s'interroger sur les causes de cette variation. Seraient-elles purement à voir dans l'action du milieu sur un génotype constant ? « il ne faut ni s'étonner ni se réjouir de dégager une structure de gradient... si l'échantillonnage a précisément été mené le long de ce même gradient » (Legendre & Legendre, 1983 : 197).

Dans notre exemple, les populations étudiées sont situées de part et d'autre de l'Equateur (Fig. 2). Du point de vue climat, il y a un double gradient allant de l'Equateur vers les Tropiques; du point de vue géologique ou géomorphologique, il n'existe aucun élément en gradient nord-sud dans la dition étudiée (Birot, 1970, figs. 34, 54 et 98). Par ailleurs, comme nous l'avons vu plus haut, elles vivent dans des conditions très homogènes dues à leur biotope particulier. Le gradient observé n'est pas dû à des causes externes à l'ensemble étudié, il reflète une variation génotypique.

A priori, six modes de variation génotypique peuvent être en cause :

Divergence suivant un gradient unique;
a, à partir de *Potamobryon concinnum*, en direction sud;
b, à partir d'*Heterotristicha schroederi*, en direction nord;

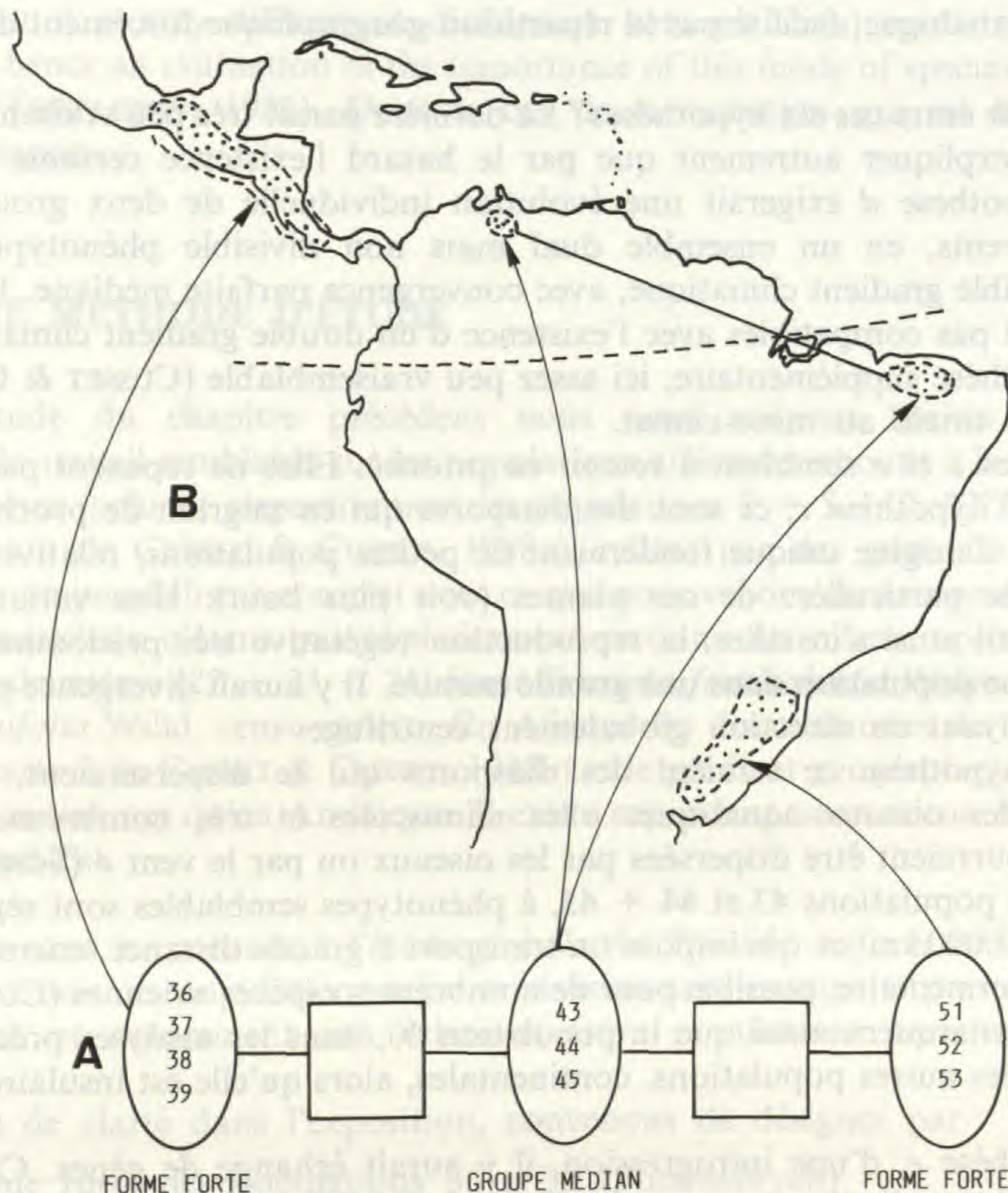


Fig. 14. — **A**, structure en formes fortes avec intermédiaires des *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* américains ; **B**, aires géographiques des trois formes fortes précédentes.

c, divergence selon un double gradient, à partir des populations 43 à 45, ou de leurs ancêtres, par divergence centrifuge ;

d, évolution selon un double gradient convergent, *Potamobryon* s'étendant vers le sud et *Heterotristicha* vers le nord ;

e, introgression entre *Potamobryon concinnum* et *Heterotristicha schroederi*, ces genres étant ou non regroupés avec le genre taxinomique *Tristicha* auquel appartiennent les populations du groupe médian. Deux genres allopatriques entreraient en contact en donnant des hybrides fertiles à caractères morphologiques intermédiaires (43 à 45) avec possibilités de croisements en retour ;

f, existence d'un seul groupe à large répartition géographique, la structure observée étant alors due à des variations sympatriques « In Bacteria it appears likely that the phenetic pattern consists of compact clusters of individuals (nos formes fortes) with isolated individuals or small clusters... scattered between them. These isolated forms may perhaps originate... from

unusual occurrences of mutation and selection » (Sneath & Sokal, 1973 : 373). Nous aurions ici un phénomène analogue, facilité par la répartition géographique forcément discontinue des *Tristicha*.

Peut-on choisir entre ces six hypothèses? La dernière paraît très peu vraisemblable car elle ne permet pas d'expliquer autrement que par le hasard l'existence certaine d'un gradient phénétique. L'hypothèse *d* exigerait une évolution individuelle de deux groupes végétaux, initialement différents, en un ensemble dual mais non divisible phénotypiquement, par adaptation au double gradient climatique, avec convergence parfaite médiane. Les hypothèses *a* et *b* ne semblent pas compatibles avec l'existence d'un double gradient climatique, à moins d'admettre l'hypothèse supplémentaire, ici assez peu vraisemblable (Cusset & Cusset, 1988*c*) d'une indifférence totale au méso-climat.

Les hypothèses *c* et *e* semblent à retenir en priorité. Elles ne reposent pas sur le même mécanisme. Pour l'hypothèse *c*, ce sont des diaspores qui en migrant de proche en proche à partir d'un centre d'origine unique fonderaient de petites populations, relativement isolées à cause de l'écologie particulière de ces plantes (voir plus haut). Une variation génétique progressive pourrait ainsi s'installer, la reproduction végétative très prédominante figeant le génotype de chaque population dans une grande mesure. Il y aurait divergence par fondatrices successives se relayant en direction globalement centrifuge.

Dans cette hypothèse ce seraient des diaspores qui se disperseraient, probablement disséminées par des oiseaux aquatiques « les minuscules et très nombreuses graines des Podostémacées pourraient être dispersées par les oiseaux ou par le vent » (Schnell, 1987). Il est à noter que les populations 43 et 44 + 45, à phénotypes semblables sont séparées par une lacune de près de 3.000 km, ce qui impose un transport à grande distance, correspondant à un vol, sans escale intermédiaire, possible pour de nombreuses espèces aviennes (Curry-Lindhal, 1980 : 180). On remarquera aussi que la population 40, dans les analyses précédentes, ne se distingue en rien des autres populations, continentales, alors qu'elle est insulaire (Nord-Ouest de Cuba).

Dans l'hypothèse *e*, d'une introgression, il y aurait échange de gènes. Cet échange est possible, soit au travers de diaspores vagabondes soit par l'intermédiaire de grains polliniques. On peut envisager (hypothèse *e1*) que les gènes soient transportés par une dissémination pollinique anémophile (Cook, 1987), la zoochorie étant dans ce cas peu vraisemblable à cause des caractères des grains de pollen (voir plus haut) ou par des graines transportées par des oiseaux. Les vents au-dessus de l'Amérique du Centre et du Sud ont des trajets pouvant expliquer les relations entre les populations 43 et 44 + 45 (alizées continentalisés de juillet), mais ils sont très généralement orthogonaux au grand axe de la distribution géographique des *Tristicha* (Demangeot, 1976). Cette hypothèse *e1* est peu vraisemblable. Une seconde (*e2*) consiste à penser que *Potamobryon* et *Heterotristicha* ont eu initialement une aire plus grande que l'aire actuelle, par exemple du Mexique au Sud du Massif guyanais pour le premier genre et de l'Uruguay au nord du bouclier brésilien pour le second, ou même respectivement du Mexique à la Chapada diamantina et de l'Uruguay à la Chaîne de la Magdalena, aire contractée lors d'événements climatiques. Le gradient phénétique observé correspondrait alors à un échange de gènes à relativement courte distance et la discontinuité des Bassins de l'Amazone et de Parnaiba serait secondaire.

A l'issue de cette discussion nous voyons que deux hypothèses bien différentes restent en concurrence. L'ensemble des méthodes d'analyse employées ne permet pas de choix véritable :

« computer simulations and natural examples imply that clinal speciation is a plausible mechanism, but it is very difficult to distinguish between clinal speciation and secondary introgression ; hence an evaluation of the importance of this mode of speciation is not possible at present » (Templeton, 1981). Dans le cas de la raciation qui est le nôtre, la même conclusion s'impose.

3. DEUXIÈME MÉTHODE D'ÉTUDE

Dans l'étude du chapitre précédent nous nous sommes limités aux populations américaines. Un travail semblable sur les populations africaines aboutit à la reconnaissance de trois formes fortes incluant respectivement les populations 2 + 5 + 7, 22 + 23 + 24 et 30 à 34 (numérotation de Cusset & Cusset, 1988*a*), reliées par des populations intermédiaires (Fig. 15). Il y a un parallélisme complet avec ce que nous venons de voir pour l'Amérique, bien que les Systématiciens n'aient pas explicitement reconnu au niveau spécifique la première forme forte, la deuxième (22 + 23 + 24) étant *Tristicha fontinaloides* Welw. et la troisième (30 à 34) *T. alternifolia* Willd. sensu stricto. En Afrique les discontinuités de l'aire actuelle sont importantes (carte 7 de Cusset & Cusset, 1988*c*) et le gradient géographique entre les formes marginales est moins net qu'en Amérique. Il existe cependant, sans aucun doute, en direction Nord-Ouest Sud-Est.

Attachons-nous maintenant à l'étude globale de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* auquel appartiennent toutes ces populations selon la révision taxinomique la plus récente (Cusset & Cusset, 1988*a*), et notamment aux relations entre populations américaines et africano-malgaches.

Pour plus de clarté dans l'exposition, convenons de désigner par :

A, la forme forte des populations 36 à 39 (*Potamobryon*)
B, la forme forte des populations 51 à 53 (*Heterotristicha*)
C, la forme forte des populations 2, 5 et 7
D, la forme forte des populations 30 à 34 (*Tristicha alternifolia*)
X, la forme intermédiaire des populations 43 à 45
Y, la forme intermédiaire des populations 22 à 24 (*Tristicha fontinaloides*)

Les relations théoriquement possibles entre ces formes sont nombreuses (Fig. 16), impliquant de une à quatre formes ancestrales. Il est essentiel de remarquer que les ressemblances montrées par les études biomathématiques sont entre A et D d'une part, et B et C d'autre part. Cela élimine les possibilités traduites par les schémas 16 B, C, D, E, H, J, K, M et N. Il ne reste que 7 schémas à examiner. Le schéma 16 A fait appel à 4 taxons initiaux. On voit assez mal quelle serait leur origine, d'autant plus que les fortes ressemblances entre A et D (Amérique centrale — Sud Ouest africain et Mascareignes) impliquent un ancêtre commun à aire très vaste, une convergence ne semblant pas vraisemblable dans ce cas. Il en est de même pour le schéma 16 G.

Le schéma 16 O place le stock initial, ou du moins son représentant actuel, en position excentrée. Il est assez peu compatible avec les ressemblances croisées A et D, et B et C.

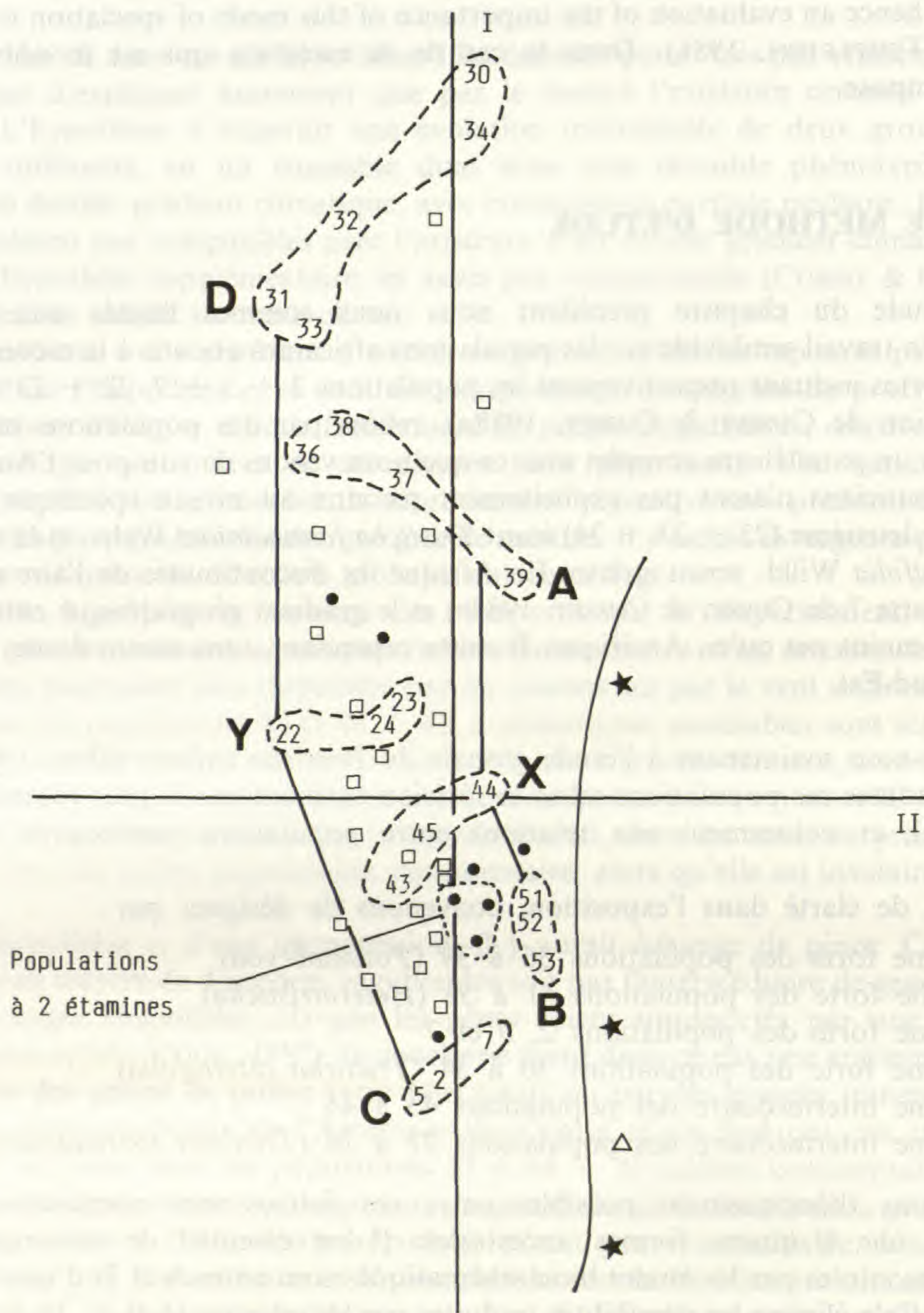


Fig. 15. — Analyse en composantes principales de l'ensemble des *Tristicha trifaria*. Les populations des formes fortes sont numérotées comme dans Cusset & Cusset (1988*a*). Les carrés désignent les populations intermédiaires africaines, les points noirs les populations intermédiaires américaines, les étoiles les populations de la sous-espèce *pulchella* et le triangle la population de la sous-espèce *tlatlayana*. A et B sont les formes fortes américaines, C et D les formes fortes africaines, X, la forme intermédiaire américaine et Y la forme intermédiaire africaine. Explications dans le texte.

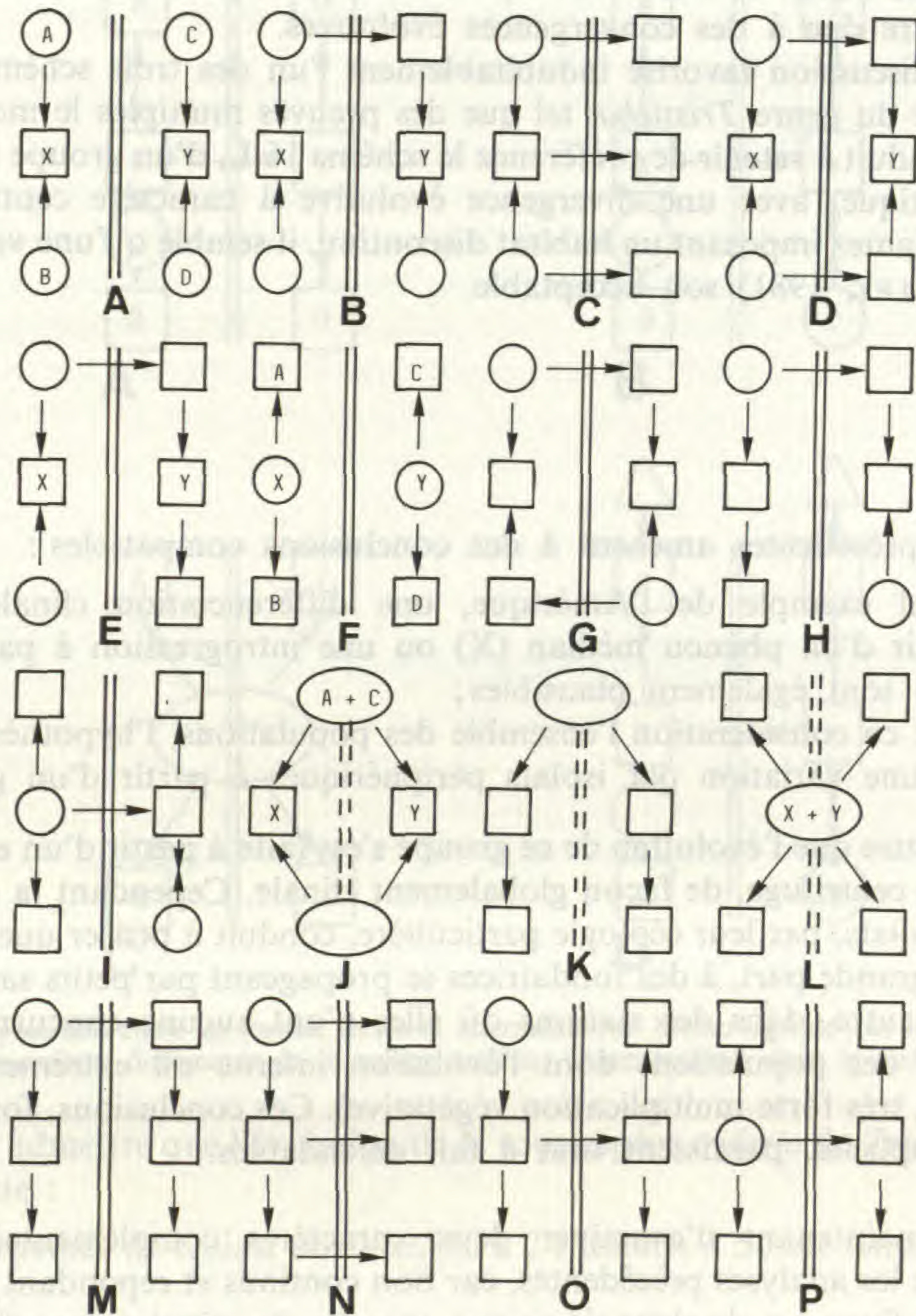


Fig. 16. — Relations possibles (théoriquement) entre les diverses formes fortes et intermédiaires. Les cercles indiquent les populations initiales, les carrés les populations dérivées, les traits verticaux doubles figurent la séparation atlantique. Commentaires dans le texte.

L'évolution aurait dû faire un retour sur elle-même, ce qui ne semble pas possible à l'intérieur d'un ensemble de faible rang taxinomique. Nous pensons pouvoir l'écarter. Les schémas 16 F, L et P sont assez voisins. Leur différence est le regroupement de X et Y en un seul taxon, antérieur à la séparation atlantique (16 L) ou non (16 P) ou le refus de ce regroupement (16 F). Dans ces schémas, on doit admettre que les ressemblances entre A et D et entre B et C, qui résulteraient de divergences évolutives indépendantes sont dues à leur origine à partir du même stock génétique.

Le schéma 16 I est le plus complexe de ceux envisagés ici. Il fait appel simultanément à une divergence évolutive sur un continent et à une introgression sur un autre. Le principe de

simplicité semblerait devoir le faire écarter, d'autant plus que la ressemblance croisée déjà indiquée devrait être due à des convergences évolutives.

Cette courte discussion favorise indubitablement l'un des trois schémas 16 F, 16 L ou 16 P. Le grand âge du genre *Tristicha*, tel que des preuves multiples le montrent (CUSSET & CUSSET, 1988*b*), conduit à retenir de préférence le schéma 16 L, d'un groupe initial à cheval sur le futur rift atlantique, avec une divergence évolutive à caractère centrifuge et graduel. L'écologie de ces plantes imposant un habitat discontinu, il semble qu'une variation par isolats périphériques (WILLEY, 1981) soit acceptable.

4. DISCUSSION

Les analyses précédentes amènent à des conclusions compatibles :

— sur le seul exemple de l'Amérique, une différenciation clinale plus ou moins discontinue à partir d'un phénon médian (X) ou une introgression à partir de 2 phénons extrêmes (A et B) sont également plausibles;

— en prenant en considération l'ensemble des populations, l'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'une variation par isolats périphériques à partir d'un groupe (X + Y).

On peut admettre que l'évolution de ce groupe s'est faite à partir d'un ensemble ancien (X + Y) en direction centrifuge, de façon globalement clinale. Cependant la distribution de ces plantes en petits isolats, par leur écologie particulière, conduit à penser que cette variation est due, pour sa plus grande part, à des fondatrices se propageant par petits sauts géographiques, d'un bassin à un autre, dans des stations où elles n'ont aucune concurrence, et créant de proche en proche des populations dont l'évolution interne est extrêmement lente (relatif isolement sexuel et très forte multiplication végétative). Ces conclusions, fondées en partie sur le principe de simplicité, paraissent tout à fait défendables.

Il convient maintenant d'examiner deux caractères complémentaires, non pris en considération dans les analyses précédentes, car non continus et répondant à la loi du tout ou rien : la présence d'une ou de deux étamines, et celle de stipules ramuliformes (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) ou écailleuses.

Il ne fait aucun doute que la présence de deux étamines, alternant avec des tépales différents et non issues d'un seul primordium, est plus primitive que celle d'une seule. On rencontre 2 étamines dans les seules populations 46, 47 et 48, du Rio Tocantin au Brésil. Géographiquement elles sont proches de X, et en analyse multivariée elles se placent entre les formes B et X. Cette caractéristique est favorable au schéma 16 P, à condition de le modifier un peu (Fig. 17, A) et ne change pas fondamentalement les conclusions précédentes.

L'existence de ramuli dans certains *Tristicha trifaria*, comme dans l'espèce voisine *Indotristicha ramosissima*, du Deccan, est primitive. Dans *Tristicha*, elle caractérise les populations 31 à 34 de notre échantillon, c'est-à-dire qu'on ne la rencontre que dans la forme forte D. On est donc obligé d'attribuer aussi un caractère primitif à D. Ceci contraint à retenir un schéma (Fig. 17, B) qui s'éloigne notablement de celui que le principe de simplicité conduisait à accepter.

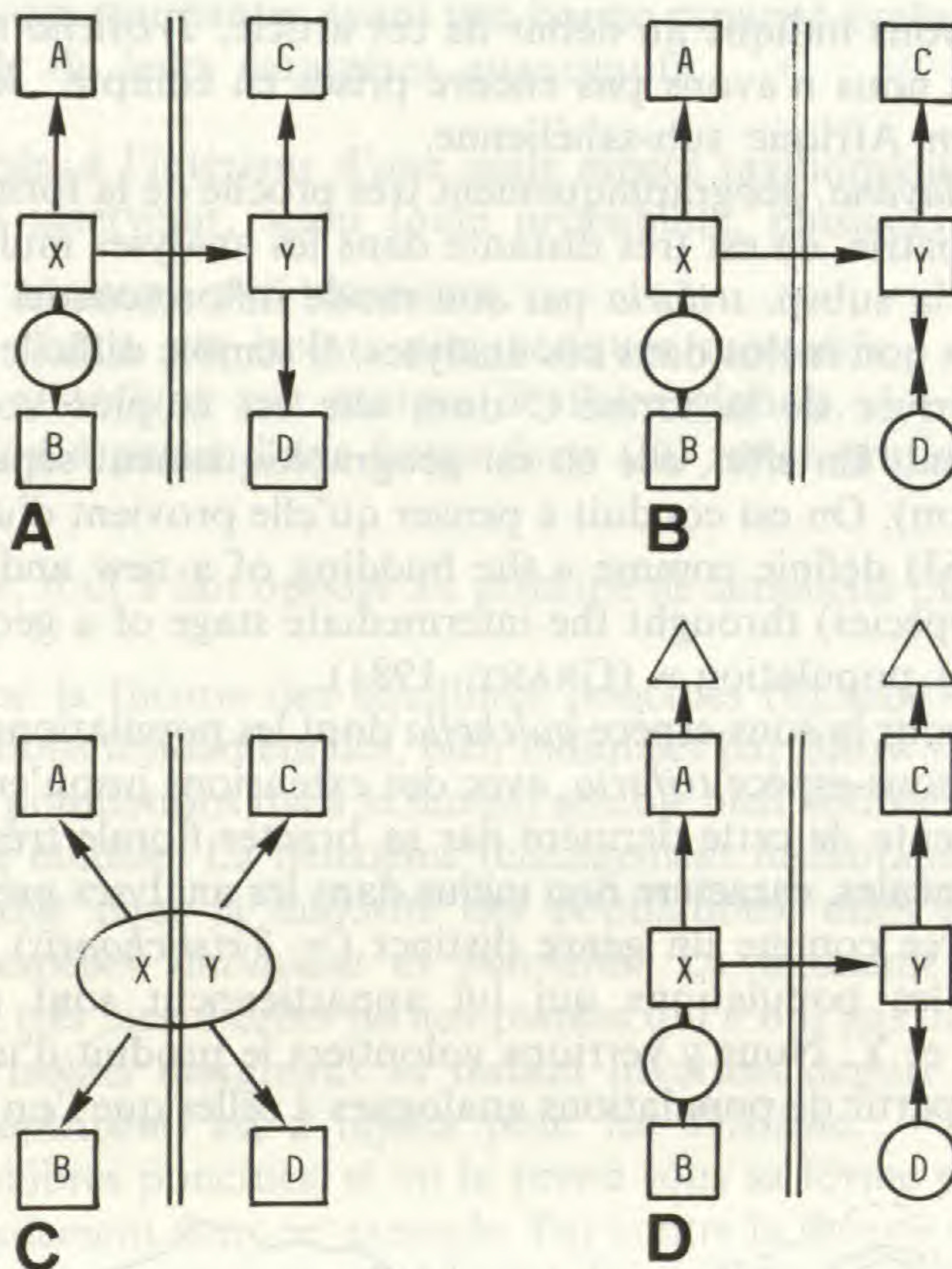


Fig. 17. — Relations possibles entre les formes fortes et intermédiaires. Même légende que la figure 16. Les triangles désignent les sous-espèces différentes de la subsp. *trifaria*. Commentaires dans le texte.

Nous devons admettre que l'évolution de la sous-espèce *trifaria* de *Tristicha trifaria* a suivi la marche suivante :

— dans la Province de Goias, un *Tristicha* à 2 étamines à donné naissance à un ensemble de populations X;

— en Amérique, divergence vers le Nord et vers le Sud, conduisant aux formes A et B;

— en Afrique, à partir de Y dérivant de X dont il est plus voisin que du *Tristicha* à 2 étamines (Fig. 15), divergence vers le Nord amenant à la forme forte C;

— en Afrique, au Sud-Est de l'Equateur, introgression entre la forme forte D et Y, la forme D très prédominante aux Mascareignes disparaissant progressivement en direction nord-ouest.

Cet enchaînement de processus nécessite un ancêtre commun à D et aux *Tristicha* à 2 étamines, ayant tous deux des caractères primitifs. La seule explication possible est celle d'un ancêtre commun, un *Prototristicha* hypothétique, ayant simultanément 2 étamines (ou 3) et des stipules ramuliformes et ayant subi une variation géographique par vicariance (Cracraft, 1980) à cause des barrières dues aux vicissitudes climatiques qui ont affecté l'Afrique en entraînant de nombreuses disparitions d'Angiospermes (Raven & Axelrod, 1974) et aux créations de l'Atlantique et du Canal du Mozambique.

Ainsi que nous l'avons indiqué au début de cet article, *Tristicha trifaria* comprend deux autres sous-espèces que nous n'avons pas encore prises en compte : les subsp. *tlatlayana* au Mexique et *pulchella* en Afrique sub-sahélienne.

La sous-espèce *tlatlayana*, géographiquement très proche de la forme forte A avec laquelle elle est presque en sympatrie, en est très distante dans les analyses multivariées (Fig. 15) et se distingue nettement de la subsp. *trifaria* par son mode inflorescentiel et par la forme de ses écailles foliaires, critères non inclus dans ces analyses. Il semble difficile d'admettre qu'elle soit phylogénétiquement dérivée de la forme C dont elle est la plus voisine pour les critères analysés quantitativement. En effet, elle en est géographiquement séparée par plus de 80° de latitude (près de 9.000 km). On est conduit à penser qu'elle provient d'une raciation quantique au sens de GRANT (1963) définie comme « the budding of a new and divergent (subspecies) from an ancestral (subspecies) throught the intermediate stage of a geographically isolated or semi-isolated peripheral population » (GRANT, 1981).

Il en est de même pour la sous-espèce *pulchella* dont les populations bordent la limite nord de l'aire africaine de la sous-espèce *trifaria*, avec des extensions jusqu'en Ethiopie et le long du Nil. Elle est bien différente de cette dernière par sa bractée florale très allongée et nettement distincte des écailles raméales, caractère non inclus dans les analyses précédentes, suffisamment pour avoir été considérée comme un genre distinct (= *Tristichopsis*) par A. CHEVALIER. En analyses multivariées, les populations qui lui appartiennent sont à peu près également éloignées des formes C et Y. Nous y verrions volontiers le produit d'une variation quantique relativement récente, à partir de populations analogues à celles que l'on trouve actuellement au

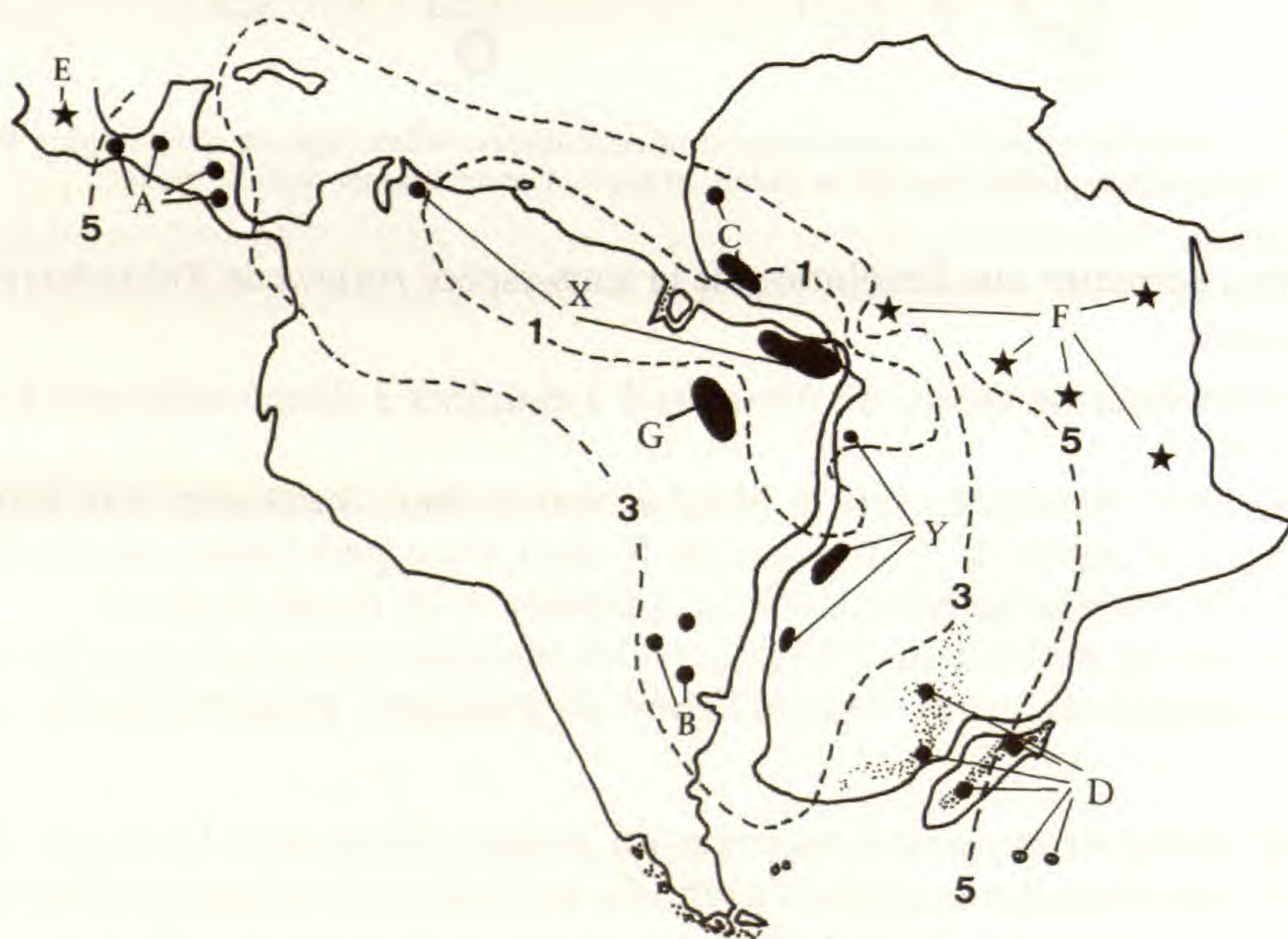


Fig. 18. — Schéma de synthèse de l'évolution de *Tristicha trifaria* : A et B, formes fortes américaines; C et D, formes fortes africaines et malgaches; X, forme intermédiaire américaine; Y, forme intermédiaire africaine; E, subsp. *tlatlayana*; F, subsp. *pulchella*; G, *Tristicha* à 2 étamines. Les tiretés indiquent la distance au barycentre dans l'hyper-espace en ACP (CUSSET & CUSSET, 1988*c*), les pointillés, la zone possible d'introgression. Commentaires dans le texte.

Cameroun, les populations résultantes ayant une bonne capacité évolutive comme le montre la variabilité assez grande de leurs caractères quantitatifs.

Dans ce qui précède, à l'intérieur d'une seule espèce taxinomique considérée dans toute son aire, nous voyons intervenir, selon toute probabilité, plusieurs mécanismes évolutifs :

— une évolution ancienne par vicariance,
— une évolution clinale par isolats périphériques successifs,
— une évolution quantique aux marges de l'aire globale,
— une introgression à partir d'une forme forte (D) restée pratiquement invariée depuis fort longtemps ,

en un schéma complexe, tout à fait opposé au principe de simplicité plus souvent invoqué que réellement prouvé.

En ce qui concerne la théorie des équilibres ponctués (ELREDGE & GOULD, 1972), elle repose sur quatre assertions fondamentales, bien indiquées par BROWN (1987) par exemple. La première (équilibre des populations dans le temps) semble bien vérifiée ici, en partie à cause de la bionomie de l'espèce étudiée. La deuxième (changement instantané par rapport au temps géologique) est discutable pour la majorité des populations, mais pourrait convenir pour l'apparition des sous-espèces *tlatlayana* et *pulchella*. La troisième (variation par isolats périphériques) convient très bien à celles de nos plantes qui n'ont pas de stipules ramuliformes, ces dernières étant en isolats marginaux et restant invariées depuis des temps anciens. La quatrième (variation centripète) est à rejeter pour les *Tristicha*.

La théorie des équilibres ponctués, si on la prend sous sa forme pleine à 4 assertions, ne semble pas vérifiée globalement dans cet exemple. Par contre la théorie centrifuge telle qu'elle a été exposée en 1987 par BROWN : « a good old episodic evolution, probably mainly centrifugal in geographic orientation, based ultimately on centrifugal speciation » convient bien.

On doit souligner que l'établissement de cette opinion résulte de deux caractéristiques méthodologiques :

— étude sur l'aire entière de l'espèce et non étude régionale qui conduit à d'autres conclusions ;

— comparaison entre différentes méthodes d'analyse, et au sein de la même méthode, entre différents algorithmes, tous licites. Nous craignons devoir en conclure, comme d'autres et particulièrement les informaticiens statisticiens l'ont déjà indiqué, qu'une étude régionale appuyée sur quelques analyses même statistiquement opportunes, techniquement correctes et à résultats convergents ne fournit pas obligatoirement une vue convenable de la réalité, ou de ce que l'on peut prendre pour la réalité. Il y a là ample matière à discussion.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

ANDERSON, E., 1949. — *Introgressive hybridization.* Wiley & Sons, New York, 109 p.

BENZÉCRI, J. P., 1973. — *L'analyse des données.* Dunod, Paris, 2 : 182-209.

BIROT, P., 1970. — *Les régions naturelles du globe.* Masson, Paris, 380 p.

BROWN, W. L., 1987. — Punctuated equilibrium excused : the original examples fail to support it. *Biol. J. Linn. Soc.* 21 : 383-404.

COOK, C. D. K., 1987. — Wind pollination in aquatic angiosperms. *Amer. J. Bot.* 74 : 719.

CRACRAFT, J., 1975. — Historical biogeography and earth history : perspectives for future synthesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 227-250.

CURRY-LINDHAL, K., 1980. — *Les oiseaux migrateurs à travers mer et terre*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 241 p.

CUSSET, C. & CUSSET, G., 1988*a*. — Etudes sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 10, sect. B, *Adansonia*, nº 2 : 149-177.

CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988*b*. — Etudes sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 10, sect. B, *Adansonia*, nº 2 : 179-218.

CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988*c*. — Etudes sur les Podostemopsida. 11. Répartition et évolution des Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 10, sect. B, *Adansonia*, nº 3 : 223-262.

DEMANGEOT, J., 1976. — *Les espaces naturels tropicaux*. Masson, Paris, 190 p.

DEVILLERS, C. & MAHÉ, J., 1980. — *Mécanismes de l'évolution animale*. Masson, Paris, 145 p.

DIDAY, E., 1971. — La méthode des nuées dynamiques. *Rev. Stat. Appl.* 19 : 19-34.

ELREDGE, N. & GOULD, S. J., 1972. — Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. *In* : SCHOPF, J. J. M., éd., *Models in Paleobiology*, Freeman & Co., San Francisco : 82-115.

FISCHER, A. C., 1979. — Bird migration. *Natn. Geogr. Mag.* 156 : 154-193, 1 carte dépliante.

GRANT, V., 1963. — *The origins of adaptation*, Columbia Univ. Press, New York.

GRANT, V., 1981. — *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York, 563 p.

JACCARD, P., 1908. — Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Exactes* 44 : 223-270.

JOHNSON, I. M., 1949. — The botany of San Jose Island. *Sargentia* 8 : 1-298.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1983. — Echantillonnage et traitement des données. *In* : FRONTIER, S., éd., *Stratégies d'échantillonnage en Ecologie*, Masson, Paris : 163-216.

LIEBMANN, F., 1847. — Om Mexico Podostemoner. *Förhandl. Skand. Naturf. Copenhagen* 5 : 508-515.

MAYR, E., 1982. — Speciation and macroevolution. *Evolution* 36 : 1119-1132.

MERRIAM, G., 1984. — Connectivity : a fundamental ecological characteristic of landscape patterns. *In* : BRANDT, J. & AGGER, P., *Methodology in landscape research and planning, Proceed. 1st Semin. intern. Ass. Landscape Ecol.* : 5-15.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and post continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 539-673.

VAN ROYEN, P., 1953. — The Podostemaceae of the New World. *Acta Bot. Neerl.* 2 : 1-21.

SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. — *Numerical taxonomy*. Freeman & Co., San Francisco, 573 p.

TEMPLETON, A. R., 1981. — Mechanisms of speciation. A population genetic approach. *Annual Rec. Ecol. Syst.* 12 : 23-48.

THORPE, R. S., 1985. — Clines : character number and the multivariate analysis of simple patterns of geographic variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 26 : 201-214.

TOBLER, S., 1953. — Podostemaceae uruguayenses. *Rev. Sudamer. Bot.* 10 : 103-105.

WILEY, E. O., 1981. — *The theory and practice of phylogenetic systematics*, Wiley & Sons, New York, 439 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 71-77.

Notes sur deux *Brachystelma* (*Asclepiadaceae*) d'Afrique tropicale

J.-P. LEBRUN, A. L. STORK & J. WÜEST

Résumé : Description d'une nouvelle sous-espèce du *Brachystelma simplex* Schltr. et découverte au Sénégal du *B. medusanthemum* décrit du Mali.

Summary : Description of a new subspecies of *Brachystelma simplex* and a new locality in Senegal for *B. medusanthemum* hitherto known only from Mali.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (I.E.M.V.T.), 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
Adélaïde L. Stork et Jean Wüest, Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Case Postale 60, CH 1292 Chambésy (GE), Suisse.

Poursuivant nos études consacrées à des matérieux anciens, douteusement déterminés ou restés innommés, ou à de nouvelles récoltes du genre *Brachystelma*, nous présentons ici une sous-espèce nouvelle d'Afrique occidentale d'une espèce connue jusqu'à ce jour du Mozambique, ainsi que de nouveaux échantillons de notre *B. medusanthemum* décrit en 1985 du Mali.

Brachystelma simplex Schltr. subsp. **banforae** Lebrun & Stork, *subsp. nov.*

Subspecies nova differt a typo floribus minoribus (2,5-)3,5-4 mm longis in fasciculis axillaribus et coronae foliolis bilobatis apice longe ciliatis.

TYPUS : *Stanfield 196*, Nigeria, Igbetti, Oyo Province, 800 pieds (forme à feuilles étroites), almost gregarious on the stony soil on rock, very wet in the wet season, fl., 29.5.1966 (holo-, K). — Fig. 2.

Diffère du type de l'espèce (subsp. *simplex*) par ses fleurs plus petites et disposées en fascicules axillaires, à sépales de 2-2,5 mm de longueur, à pétales de (2,5-)3,5-4 mm de longueur, à couronne présentant 5 lobes bilobés, chaque lobe étant longuement bordé de cils blanchâtres, dirigés vers le centre de la fleur.

Nous présentons ci-dessous une description en français, directement inspirée de celle en anglais figurant sur l'échantillon *Stanfield 197*, pour la raison essentielle qu'elle fut faite à partir d'échantillons frais.

Herbe vivace. Tubercule atteignant 12 cm de diamètre et 4 cm d'épaisseur, muni de racines charnues. Plante érigée, haute de 10 à 30 cm, très branchue. Feuilles variables, largement linéaires dans certains spécimens, lancéolées à oblongues ou elliptiques dans d'autres (Fig. 3, C), longues de (0,5-)2-3(-5) cm, larges de 0,3-1 cm, sessiles, subsessiles ou pédicellées (sur 2 mm



Fig. 1. — **Brachysterma simplex** Schltr. (reproduction de SCHLECHTER, 1905 : 41, fig. 5, A-G) : **A**, port général; **B**, calice; **C**, corolle; **D**, sépale; **E**, couronne; **F**, lobe de la couronne avec anthère; **G**, pollinie.

de longueur). Fleurs groupées (parfois isolées) en fascicules axillaires disposés de façon alterne. Cinq sépales longs de 3 mm, très étroits, poilus. Tube de la corolle de même longueur que les lobes triangulaires à préfloraison valvaire, le tout long de (2,5-)3,5-4 mm. Corolle pubescente, verte extérieurement, intérieurement pourpre, faiblement tachetée, ou presque noire, glabre. Couronne (Fig. 4) en forme de coupe profondément incisée en 5 lobes, tachetée de pourpre; disque à 5 lobes, jaune. Fruits d'environ 10 cm de longueur, typiques de la famille.

Malgré nos recherches dans plusieurs herbiers (Berlin, Coïmbra, Genève, Kew, Paris), il nous a été impossible de retrouver le type du *B. simplex* (*Schlechter 12121*, Mozambique, district d'Inhambane); nous n'avons trouvé aucun autre matériel pouvant être rapporté à ce taxon et, par conséquent, nous retenons la Fig. 5 (A-G), publiée par SCHLECHTER en 1905 (Bot. Jahrb. Syst. 38 : 41), comme élément de référence (Fig. 1).

ECHANTILLONS ÉTUDIÉS (subsp. *banforae*). — BURKINA FASO : *Jaeger in Garnier PG/UB 160*, 2 km N du passage à niveau de Bérégadougou (près Banfora), 2.10.1963 (fl., fr.). — CÔTE D'IVOIRE : *Geerling & Bokdam 888*, 25 km E de Gawi (3°36′ W-9°00′ N), 15.9.1967 (fl., fr.), K; *Poilecot 2016 CI*, Parc national Comoe, sol superficiel sur affleurement rocheux, 12.4.1988 (fl.), ALF; *Geerling 64, 65*, 50 km W de Bania (3°33′ W-9°00′ N). dôme granitique dans la savane, 20.6.1967 (fl.), WAG. — NIGERIA : *Stanfield 195*, Igbetti (Oyo Province), forme à feuilles larges, 29.5.1966 (fl.), K; *196* (holotype); *197*, même localité, 17.7.1966, locally abundant in degraded soil on rock (fl., fr.), K.

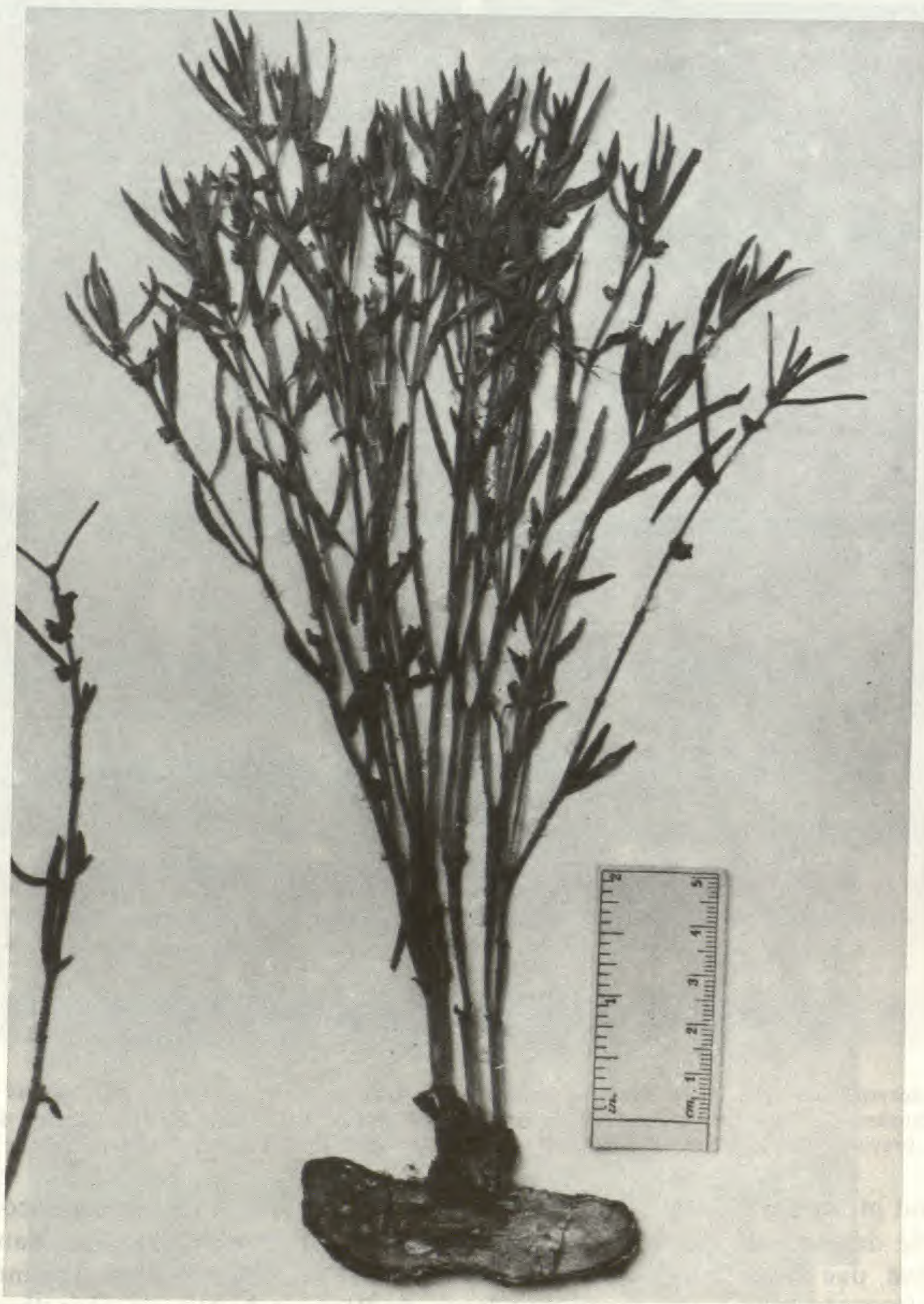


Fig. 2. — **Brachystelma simplex** subsp. **banforae** : *Stanfield 196* (K), holotype, Nigeria, Province d'Oyo, Igbetti, 800 pieds d'altitude.



Fig. 3. — **Brachystelma simplex** subsp. **banforae**, variation morphologique : **1**, *Geerling & Bokdam 888* (K), forme à feuilles étroites, Côte d'Ivoire, 25 km E de Gawi (3°36' W-9°00' N) ; **2**, *Stanfield 195* (K), forme à feuilles larges, Nigeria, province d'Oyo, Igbetti ; **3**, *Stanfield 197* (K), forme à feuilles larges, Nigeria, *ibid.*

N'ayant pu voir le type de SCHLECHTER (qui cependant reste à rechercher encore), il n'est pas possible de juger de l'exactitude de la figure publiée (Fig. 1). De plus, dans le genre *Brachystelma*, une même espèce peut présenter une aire considérablement disjointe (c'est en particulier le cas de *B. togoense*, connu du Ghana, du Bénin et du Nigeria, puis découvert bien loin de là en Zambie (NEWTON, 1982). Aussi, préférons-nous décrire une sous-espèce ; son élévation au rang spécifique sera toujours possible, si de nouvelles études basées sur de nouvelles récoltes permettent de montrer d'importantes différences entre les deux entités (en particulier au niveau de la couronne).

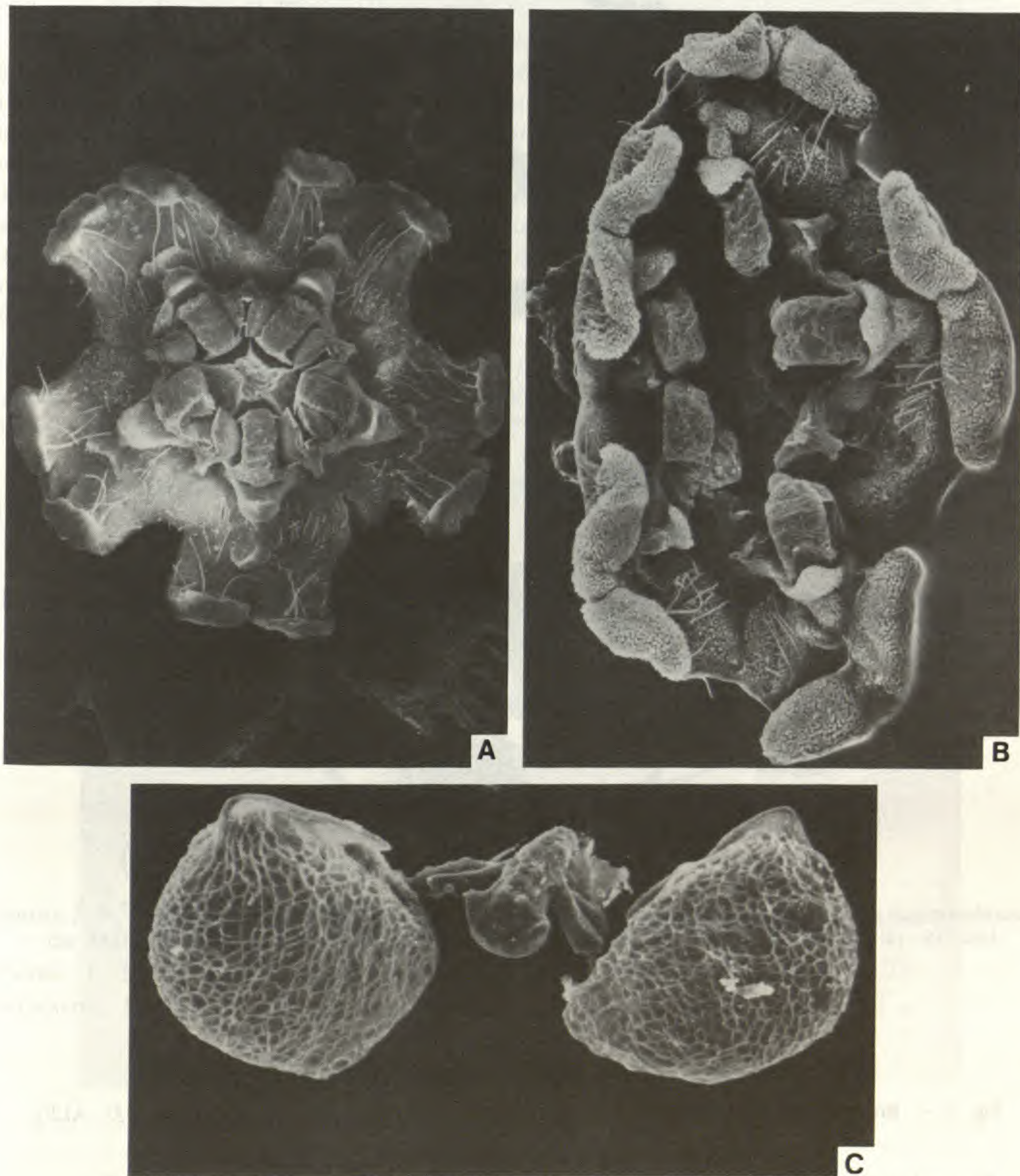


Fig. 4. — **Brachystelma simplex** subsp. **banforae**, détails floraux au microscope électronique à balayage : **A**, vue de l'intérieur de la fleur, pétales et couronne visibles ; à remarquer les lobes de la couronne légèrement bilobés et ciliés (*Geerling & Bokdam 888*) × 26 ; **B**, vue oblique de l'intérieur de la couronne (*Stanfield 196*) × 40 ; **C**, pollinies (*Stanfield 196*) × 195.



Fig. 5. — **Brachystelma medusanthemum** : échantillon à feuilles larges du Sénégal (*Vivant 1127*, ALF).

Extension de l'aire de *Brachystelma medusanthemum* Lebrun & Stork (1985).

Une Asclépiadacée en provenance du Sénégal nous fut confiée en 1979, pour identification par le botaniste français J. Vivant. A l'époque nous ne pûmes la nommer. Cette récolte, longtemps égarée puis retrouvée récemment, se révèle aujourd'hui conspécifique de l'étrange

Brachystelma medusanthemum; nous l'avions décrit en 1985, sur un unique échantillon récolté à Sikasso (Mali) par R. DEMANGE en 1965.

Nous avions signalé dans la description originale que la partie souterraine était inconnue; l'étiquette accompagnant l'une des récoltes sénégalaises précise à ce sujet : ... « avec gros tubercule un peu arrondi déprimé ». Effectivement une lame de tubercule coupé figure sur la planche d'herbier; elle mesure 45 mm de longueur sur 21 mm de hauteur et porte quelques racines. De plus, notre espèce nouvelle présentait des feuilles opposées, linéaires, subsessiles, de 30 à 45 mm de longueur et 1,5 mm de largeur. Or l'un des échantillons provenant de Casamance est muni de feuilles obovales lancéolées mesurant 37 mm de longueur et 13 mm de largeur pour les plus développées (Fig. 5); de ce fait, comme c'est le cas chez d'autres *Brachystelma*, les parties végétatives sont extrêmement variables et ne constituent pas de bons éléments de discrimination.

ECHANTILLONS ÉTUDIÉS. — SÉNÉGAL : *Vivant 1129*, Djinapao, près de la confluence du Marigot de Bignona avec la Casamance (ca. 12°35'N-16°15'W), pelouses semi-ombragées sur sables filtrants, ALF (échantillons à feuilles étroites); *1127, ibid.* (échantillons à feuilles larges).

Cette nouvelle localité représente une extension occidentale de l'aire de plus de 1100 kilomètres.

Indiscutablement, le *B. medusanthemum* est proche du *B. constrictum* Hall décrit du Ghana, mais ce dernier a des fleurs axillaires; il apparaît de plus en plus qu'il faudra encore de nouvelles récoltes et de nombreuses études pour bien connaître toutes ces plantes rares — car fugaces et souvent cachées par le reste de la végétation — et aussi spectaculaires qu'énigmatiques.

BIBLIOGRAPHIE

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J., 1985. — Une nouvelle espèce de Brachystelma (Asclepiadaceae) du Mali. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 491-494.

NEWTON, L. E., 1982. — Brachystelma togoense Schltr. *Asklepios* 25 : 116-117.

SCHLECHTER, R., 1905. — Asclepiadaceae africanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 38 : 26-56.

[illegible] 1983, [illegible] en 1962.

Nous avons signalé [illegible]

[illegible]

Cette espèce [illegible] 100 kilomètres.

[illegible]

BIBLIOGRAPHIE

[illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 79-94.

Les *Malpighiaceae* et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution

D. Lobreau-Callen

Résumé : A partir des corrélations et de l'évolution des caractères morphologiques des *Malpighiaceae*, comparées à celles des abeilles pollinisatrices et à leur comportement, on peut montrer qu'il y a coadaptation chez certaines espèces du Nouveau et de l'Ancien Monde et évolution parallèle chez les espèces néotropicales dérivées.

Summary : By comparing the correlation and evolution of the morphological characters of the *Malpighiaceae* with the behaviour and the morphological variations of the pollinating bees, it is demonstrated that there is a coadaptation in certain species of the New and the Old World and parallel evolution in the derived neotropical ones.

Danielle Lobreau-Callen, CNRS, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle et Laboratoire de Phytomorphologie de l'EPHE, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les relations coévolutives plantes/insectes ont déjà fait l'objet de nombreuses études notamment chez les *Malpighiaceae* où elles ont été établies pour la première fois par Vogel (1974).

C'est en 1964 que le terme de « coévolution » a été créé par Ehrlich & Raven pour indiquer la présence d'influences évolutives réciproques entre les plantes et les animaux qui vivent à leurs dépens. La coévolution correspond donc à des échanges entre des espèces interactives.

A la suite de cette définition relativement large, plusieurs interprétations de la « coévolution » sont apparues selon les domaines abordés. Dans le cas de la pollinisation, de nombreux auteurs parlent de « coévolution diffuse » (Futuyma & Slatkin, 1983) ou « cumulative » (Gillon, 1986) ou encore de « cospéciation » (Thompson, 1982, 1986) ou d'évolution parallèle (Feinsinger, 1983). En outre, Lachaise (1982) pose clairement la question de savoir si « les liens unissant les multiples faits sur lesquels repose ce concept ont un réel fondement biologique et ne relèvent pas de la seule logique théorique ».

Peu d'exemples de relations plantes/insectes pollinisateurs ont fait l'objet d'études précises : *Cucurbitaceae* avec les genres *Cucurbita, Peponapsis, Xenoglossa/Andrenidae* (Hurd, Linsley & Whitaker, 1971) ; *Liliaceae* avec les *Yucca/Tegeticula, Sphyngidae* du *Yucca* (Ridley, 1892 ; Powell & Mackie, 1966) ; *Moraceae* avec les *Ficus/Aganoidae* (Janzen, 1979 ; Wiebes, 1979 ; Ramires, 1974 ; Baijnath & Ramcharun, 1983) ; *Orchidaceae/Euglossinae* (Van der Pijl & Dodson, 1966) ; plantes à glandes florales épithéliales sécrétrices d'huile/*Anthophoridae* (Vogel, 1974 ; Lobreau-Callen, 1983*a*).

Dans le cas des *Malpighiaceae*, nous allons rechercher s'il existe ou non des relations coévolutives plantes/insectes.

I. CORRÉLATIONS ET ÉVOLUTION DES CARACTÈRES DES MALPIGHIACEAE

La famille des *Malpighiaceae* est pantropicale et ses caractères morphologiques sont relativement homogènes. Les études systématiques de la famille sont fragmentaires et dues notamment à Jussieu (1843-1844) et Niedenzu (1928), auteurs des seules monographies de la famille, à Arènes (1950, 1959) pour la Flore de Madagascar, à Badré (1972) pour les Flores du Gabon et du Cameroun, à Robertson (1972) pour le Sud-Est des États-Unis, à Cuatrecasas (1958) pour la Flore de Colombie et plus récemment à MacBryde (1970), Gates (1977), W. Anderson (1975-1985) et C. Anderson (1982-1987) pour les régions néotropicales.

La famille est particulièrement bien représentée en Amérique centrale et tropicale puisque 54 genres peuvent actuellement y être dénombrés alors que dans l'Ancien Monde, il n'y en a que 13, dont deux communs à ces deux ensembles.

Les *Malpighiaceae* sont actuellement divisées en trois sous-familles (Anderson, 1977) :

— les *Byrsonimoideae* dont les fleurs sont actinomorphes ou faiblement zygomorphes (*MacVaughia*), le pollen colporé, les fruits aptères, charnus ou secs, le réceptacle floral généralement plan ;

— les *Malpighioideae* dont les fleurs sont zygomorphes, le pollen poré avec ou sans sillons vestigiaux le plus souvent très étroits, les fruits charnus ou secs, aptères, le réceptacle floral généralement plan ;

— les *Gaudichaudioideae* dont les fleurs sont zygomorphes, le pollen colporé ou poré avec ou sans sillons vestigiaux le plus souvent assez larges, les fruits secs ailés, le réceptacle floral généralement pyramidal.

Au cours de nos travaux antérieurs (Lobreau-Callen, 1967-1984), nous avons montré qu'il existe un certain nombre de corrélations entre divers caractères floraux et palynologiques. Les grandes lignes de l'évolution de la famille ont montré que les caractères associés aux fleurs actinomorphes sont primitifs, et dérivés chez les fleurs zygomorphes (Lobreau-Callen, 1983*b*, 1987) :

— Feurs actinomorphes (12 genres néotropicaux, appartenant à la sous-famille des *Byrsonimoideae*) ; sépales glanduleux, les glandes étant soit en situation alterne avec les sépales (*Galphimia*), soit portées par paires sur chacun des sépales, ou églanduleux (*Coleostachys, Galphimia* sect. *Microgalphimia, Pterandra p.p.*) ; pétales à bords entiers plus ou moins ondulés, réfléchissant peu les UV ; androcée sur 2 cycles ; pollen colporé à sillons parfois très courts (*Blepharandra, Diacidia, Pterandra p.p.*) ou vestigiaux (*Lophanthera, Spachea, Verucularia*) ; réseau ou tectum perforé ; columelles simples ; sole et endexine présentes, ectoapertures généralement fonctionnelles.

— Fleurs zygomorphes (55 genres néo- et paléotropicaux, répartis dans les trois sous-familles ; seul le genre *MacVaughia* est rattaché aux *Byrsonimoideae* où il fait d'ailleurs exception par sa symétrie florale, son androcée, son pollen).

+ *Fleurs plus ou moins faiblement zygomorphes* : sépales tous glanduleux à sécrétions lipidiques (élaiophores) pour la plupart des espèces du Nouveau Monde (à l'exception de *Echinopterys, Ectopterys, Lasiocarpus, Ptilochaeta*), soit dépourvus de glandes pour la plupart des espèces de l'Ancien Monde (à l'exception des deux genres *Acridocarpus p.p.* et *Tristellateia p.p.* dont les fleurs présentent 2 ou 3 glandes calicinales alternes avec les sépales et sécrétrices d'un nectar dépourvu de lipides); pétales à bords dentés ou crénelés; androcée sur 2 cycles mais présence de staminodes ou d'étamines de tailles irrégulières, filet glanduleux chez *Ectopterys*; pollen soit colporé, les sillons étant fonctionnels, soit poré, les sillons lorsqu'ils sont présents étant vestigiaux; tectum perforé; columelles simples ou ramifiées; sole réduite; endexine épaisse; pour les espèces du Nouveau Monde, ectoapertures rarement fonctionnelles (*Echinopterys*) et presque toujours vestigiales; pour les espèces de l'Ancien Monde, ectoapertures fonctionnelles, sinon absentes.

+ *Fleurs nettement zygomorphes* : 4 sépales sur 5 glanduleux pour les espèces du Nouveau Monde (à l'exception de quelques espèces de deux genres dont les sépales sont églanduleux), ou sépales dépourvus de glandes pour les genres de l'Ancien Monde (à l'exception d'un genre, *Hiptage*, où la glande sécrète un nectar riche en sucres et acides aminés); pétale supérieur généralement abondamment fimbrié, réfléchissant nettement les UV; androcée généralement incomplet sur les deux cycles; pollen poré avec (généralement Nouveau Monde) ou sans (généralement Ancien Monde) sillons vestigiaux; tectum généralement lisse et imperforé; structure infratectale grenue; sole réduite ou absente; endexine très épaisse; ectoapertures vestigiales ou absentes.

Ces corrélations nous conduisent à constater que l'évolution s'est effectuée par :

— transformation des apertures devenues simples suite à la modification des ectoapertures fonctionnelles à extrémités libres qui se ramifient et se soudent plus ou moins; dans un stade évolutif ultérieur les ectoapertures deviennent vestigiales accompagnées de parasyncolpies ou (et) de syncolpies chez les espèces néotropicales;

— simplification de l'ectexine qui n'est plus composée que de deux couches, la sole étant particulièrement ténue ou souvent réduite à des amas : le tectum bien développé devient continu par disparition des perforations, et la couche infratectale réduite passe d'un système organisé columellaire, à un système désorganisé, grenu;

— un important développement de l'endexine perforée et traversée de microcanalicules.

Ainsi, les pollens réticulés dont les sillons ont des extrémités libres paraissent plus primitifs que les pollens parasyncolpés à tectum perforé. Or dans le genre *Galphimia* où toutes les fleurs sont actinomorphes, on constate que ces deux types de pollen existent, les premiers associés à des anthères dont la déhiscence est longitudinale et à des sépales églanduleux (sect. *Microgalphimia*), les seconds à des anthères dont la déhiscence est poricide et à des sépales parfois glanduleux (sect. *Galphimia*, ex. *G. glandulosa, G. hirsuta*). Ces corrélations confirment que les glandes calicinales des espèces néotropicales actinomorphes sont une acquisition secondaire comme d'autres auteurs l'ont déjà suggéré (NIEDENZU, 1928; VOGEL, 1974, 1987). Dans l'Ancien Monde, la présence de glandes est rare. En outre, le système de vascularisation phloémien des glandes, la nature de leurs sécrétions (Tableau 1), et dans certains cas la période de leur fonctionnement, ne permettent pas d'établir d'équivalences avec les élaiophores des espèces néotropicales à système de vascularisation phloémo-xylémien (Tableau 2). En

revanche, les glandes des espèces de l'Ancien Monde rappellent celles de l'appareil végétatif de l'ensemble des *Malpighiaceae* (Tableau 1). On ne les rencontre que dans les espèces dont le pollen est tecté, syncolporé ou poré ; elles apparaissent donc comme un caractère dérivé.

TABLEAU 1 : Présence ou absence des principales substances contenues dans les sécrétions glandulaires de quelques *Malpighiaceae* et mises en évidence en utilisant le réactif de Folin-Lowry pour les sucres et les techniques de BAKER & BAKER (1973) pour les autres éléments.

	SUCRES RÉDUCTEURS	SACCHAROSE	LIPIDES	ANTI-OXYDANTS	ACIDES AMINÉS	PROTÉINES ET PHÉNOLS LIBRES
FEUILLES/BRACTÉES						
Galphimia glauca	++++	+	0		+	0
Banisteria riedeliana	++++	++	0	0	+	
Bunchosia montana	++++	+	0	0	+	
Heteropterys argentea	++++	++	0	0	++	
Heteropterys multiflora	++++	++	0	0	+	
Hiptage bengalensis	++++	+	0	0	++++	
CALICE						
— Genres paléotropicaux						
Acridocarpus smeathmaniana	++++		0	0	+	
Hiptage bengalensis	++++	+	0	0	++	0
— Genres néotropicaux et paléotropicaux						
Heteropterys leona	+		++			
Heteropterys argentea	+	++	++	+	++	+
— Genres néotropicaux						
Byrsonima lucida			++	+		
Gaudichaudia cynanchoides	+	+	++++	+	+	+
Malpighia coccigera	+	0	++++	+	+	+
Malpighia glabra	2%	0	++++	+	+	5%
Stigmaphyllon ovatum	+	+	++++	+	+	+
STIGMATE						
— Genre paléotropical						
Hiptage bengalensis	++++		0	0		
— Genres néotropicaux						
Gaudichaudia cynanchoides			++++	0		
Malpighia coccigera			++++	0		
Malpighia glabra			++++	0		
Stigmaphyllon ovatum			++++	0		
PÉTALES						
Burdachia primatocarpa			++			
Glandonia macrocarpa			++			

TABLEAU 2 : Différences portant sur les glandes des *Malpighiaceae* du Nouveau et de l'Ancien Monde.

	NOUVEAU MONDE	ANCIEN MONDE
Période de fonctionnement des glandes :	Durant l'anthèse	— Avant l'anthèse (*Acridocarpus*) — Durant l'anthèse, mais glande inaccessible pour le pollinisateur par les pétales récurvés et durant la période de fructification (*Hiptage*)
Vascularisation commune avec :	Vascularisation latérale des sépales	Vascularisation médiane des sépales (et latérale pour la glande médiane)
Vascularisation dans le soubassement glandulaire :	Phloémo-xylémienne	Phloémienne

L'ensemble de ces résultats confirme que la sous-famille strictement néotropicale des *Byrsonimoideae*, à fleurs actinomorphes est la plus primitive (ANDERSON, 1977). Toutefois, l'association des différents caractères qui vient d'être soulignée, révèle que l'absence de glandes calicinales doit être considérée comme archaïque. Le genre *Galphimia*, sect. *Microgalphimia*, largement répandu dans les savanes du Centre et du Sud de l'Amérique, est actuellement celui où l'on observe le plus de caractères primitifs. Il semble donc que la famille se soit diversifiée à partir de formes à sépales dépourvus de glandes : par acquisition d'élaiophores calicinaux et de pollens colporés ou porés à sillons vestigiaux dans les régions néotropicales lorsque pratiquement plus aucun échange entre les continents n'était possible au travers de l'Atlantique comme en témoignent le pollen fossile éocène d'une *Malpighiaceae* à fleurs faiblements zygomorphes dans l'Ouest-africain (GERMERAAD et al., 1968) et plusieurs restes fossiles tertiaires des *Malpighioideae* et des *Gaudichaudioideae* (KUYL et al., 1955; SOLE DE PORTA, 1961; GRAHAM, 1976, 1985, 1987; TAYLOR & CREPET, 1987); par apparition de glandes calicinales de même nature que celles des feuilles et de pollens à sillons vestigiaux généralement absents (rarement présents, étroits et très peu développés), dans les régions paléotropicales (*Malpighioideae* de type pollinique fossile affine de celui de *Dicella, Subpolycolporites minor* et *S. magnus,* RAKOSI, 1973).

II. POLLINISATION

La pollinisation des *Malpighiaceae* est assez bien connue pour les espèces néotropicales (VOGEL, 1974; SIMPSON & NEFF, 1981; NEFF & SIMPSON, 1981). Pour l'Ancien Monde seules quelques observations fragmentaires ont été effectuées.

A. LES POLLINISATEURS DES MALPIGHIACEAE A FLEURS ACTINOMORPHES (12 genres).

Lorsque les anthères ont une déhiscence longitudinale, les fleurs sont visitées par des abeilles nombreuses et diversifiées : *Vespidae* et *Apoidae* solitaires telles les *Euglossidae*, les *Halictidae* (*Halictus*), les *Anthophoridae*, les *Xylocopidae*..., ou sociaux tels les *Meliponidae* et les *Apidae* : ex. *Melipona spp.* sur *Byrsonima spp.* (ABSY et al., 1980 ; ABSY & KERR, 1977 ; ENGEL & DINGEMANS-BAKELS, 1980), *Tetragonisca angusculata* sur *Byrsonima intermedia, Trigona* s.l. sur divers genres (GATES, 1977 ; ANDERSON, 1979 ; SOMMEIJER et al., 1983) ; *Apis mellifera* sur différents genres (MACGREGOR, 1974). Les dimensions de ces insectes, notamment celles des abeilles solitaires, des *Melipona* et des *Apis*, et la morphologie des fleurs sont telles qu'il y a probablement pollinisation.

Lorsque les fleurs ont des anthères à déhiscence poricide (*Coleostachys, Galphimia* sect. *Galphimia*) seules les abeilles spécialisées pour l'extraction du pollen de telles anthères sont de véritables pollinisateurs. Ces abeilles sont capables d'émettre des ultra-sons avec leurs muscles thoraciques leur permettant d'extraire le pollen des étamines (MICHENER, 1962 ; BUCHMANN et al., 1977 ; BUCHMANN & HURLEY, 1978 ; BUCHMANN, 1983). Ces insectes sont généralement de grandes dimensions (ex. *Xylocopidea, Anthophoridae p.p.,...*).

Dans tous les genres dont les fleurs présentent des glandes calicinales à sécrétions lipidiques, la pollinisation est assurée par diverses abeilles solitaires tels les *Euglossidae* et surtout par 4 genres du groupe des *Anthophoridae* seuls capables d'exploiter les sécrétions de ces glandes : *Tetrapedia, Paratetrapedia, Epicharis* et *Centris*, qui recherchent très activement les huiles végétales indispensables à la nutrition des larves et à la confection du revêtement des cellules du nid. Ces 4 genres ont des brosses collectrices d'huile végétale modifiées et adaptées à ce type de récoltes. Ils sont strictement néotropicaux (l'un d'entre eux ayant cependant été signalé dans l'Ouest-africain par DESMIER DE CHENON, *in* LOBREAU-CALLEN, 1983*a*), alors que la plupart des genres d'abeilles qui butinent les *Malpighiaceae* à fleurs actinomorphes, en exploitant uniquement le pollen, sont représentés dans toutes les régions tropicales.

B. POLLINISATION DES MALPIGHIACEAE A FLEURS ZYGOMORPHES

1. *Les Malpighiaceae de l'Ancien Monde, toutes dépourvues d'élaiophores* (13 genres).

Lorsque la déhiscence des anthères est longitudinale, cas le plus général, leurs pollinisateurs sont encore mal connus.

En Afrique, aucune observation directe portant sur la pollinisation des *Malpighiaceae* n'a été rapportée. L'analyse pollinique des miels montre que les abeilles sociales en récoltent le pollen en très faible quantité : *Apis mellifera* sur *Caucanthus edulis*, sur *Triaspis sp.* (DUFRÈNE, 1987), et sur *Flabellaria paniculata* (LOBREAU-CALLEN, 1986) ; *Hypotrigona* et *Dactylurina* sur *Flabellaria paniculata*. Cependant leur rôle pollinisateur reste à démontrer.

A Java, comme dans toute l'Asie, le genre *Hiptage* est pollinisé par les *Xylocopa* (NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL-GÜLDENBANDT, 1907), qui ne récoltent pas le nectar sécrété par les glandes calicinales dorsales, rendu inaccessible par la disposition des pétales. Alors que le

pollen des deux types d'étamines est également fertile, seul celui des courtes anthères est récolté ou bien déposé sur le probocibium ; celui de la longue étamine est brossé en même temps que le stigmate par l'extrémité abdominale de l'insecte, mais n'est pas exploité par l'abeille pour l'alimentation du couvain[1].

Cette abeille de grande taille, 30 mm environ, recherche particulièrement les fleurs zygomorphes (LOBREAU-CALLEN & COUTIN, 1984, 1987) ; elle est adaptée à l'extraction du pollen de tous les types d'anthères à déhiscence poricide ou longitudinale.

Lorsque la déhiscence des anthères est poricide (*Acridocarpus, Tristellateia p.p.*), la pollinisation est assurée par les abeilles vibrantes comme dans le cas des espèces à fleurs actinomorphes. A Madagascar, nous avons d'ailleurs observé des abeilles solitaires du genre *Xylocopa* particulièrement abondantes sur les *Tristellateia* des forêts littorales de l'Est. Cette pollinisation peut être complétée par l'action des abeilles du groupe des *Meliponidae (Dactylurina* sur *Acridocarpus ledermannii* en Côte d'Ivoire) qui récoltent le pollen négligé par les autres insectes. Diverses espèces de ces deux genres possèdent des glandes calicinales mais non attractives car fonctionnant bien avant l'anthèse (VOGEL, 1974).

2. *Les Malpighiaceae du Nouveau Monde, avec ou sans élaiophores* (42 genres).

Les anthères ont une déhiscence toujours longitudinale, et deux cas se présentent alors :

— Lorsque les fleurs sont dépourvues de glandes calicinales, la pollinisation semble assurée par une grande variété d'abeilles dans les genres dont le pollen est colporé ; elle est en revanche inconnue chez les espèces ou chez les individus à gros pollen poré et à sillons vestigiaux.

— Lorsque les fleurs possèdent des glandes calicinales, deux cas sont à considérer, selon le degré de zygomorphie et les caractères du pollen :

+ Si la couche infratectale est columellaire ou granulo-columellaire, les insectes pollinisateurs sont les mêmes *Anthophoridae* que sur les fleurs actinomorphes glanduleuses (ex. *Tetrapedia* sur *Heteropterys sp.* ; *Centris* ou *Epicharys* sur les différentes espèces de *Stigmaphyllon*).

+ Si la couche infratectale est grenue et régulière, l'abeille pollinisatrice appartient au genre *Centris* (ex. *Centris atripes* et *C. neomexicana* sur *Tricomaria usilo* ; *C. atripes* sur les fleurs chasmogames de *Janusia gracilis* — BUCHMANN *in* ANDERSON, 1979*b* — ; *Centris spp.* sur *Malpighia sp.* et sur les fleurs chasmogames de *Gaudichaudia cynanchoides*...).

Ainsi, il apparaît que plus la zygomorphie est accentuée et plus le pollen a de grandes dimensions, moins élevée est la diversité des abeilles pollinisatrices et plus importante est leur spécificité.

1. Cultivée en serres, cette espèce fleurit abondamment et donne de nombreux fruits par autogamie.

III. COMPORTEMENT DES ANTHOPHORIDAE SUR LES MALPIGHIACEAE

Les 4 genres d'*Anthophoridae* pollinisatrices des *Malpighiaceae* du Nouveau Monde sont des insectes non parasites [1] (MICHENER & MOURE, 1957). VOGEL (1974), SIMPSON & NEFF (1981) et NEFF & SIMPSON (1981) ont remarqué que ces abeilles ont des brosses collectrices d'huile de structure variable selon le degré d'évolution de l'animal : elles sont simples chez les abeilles les

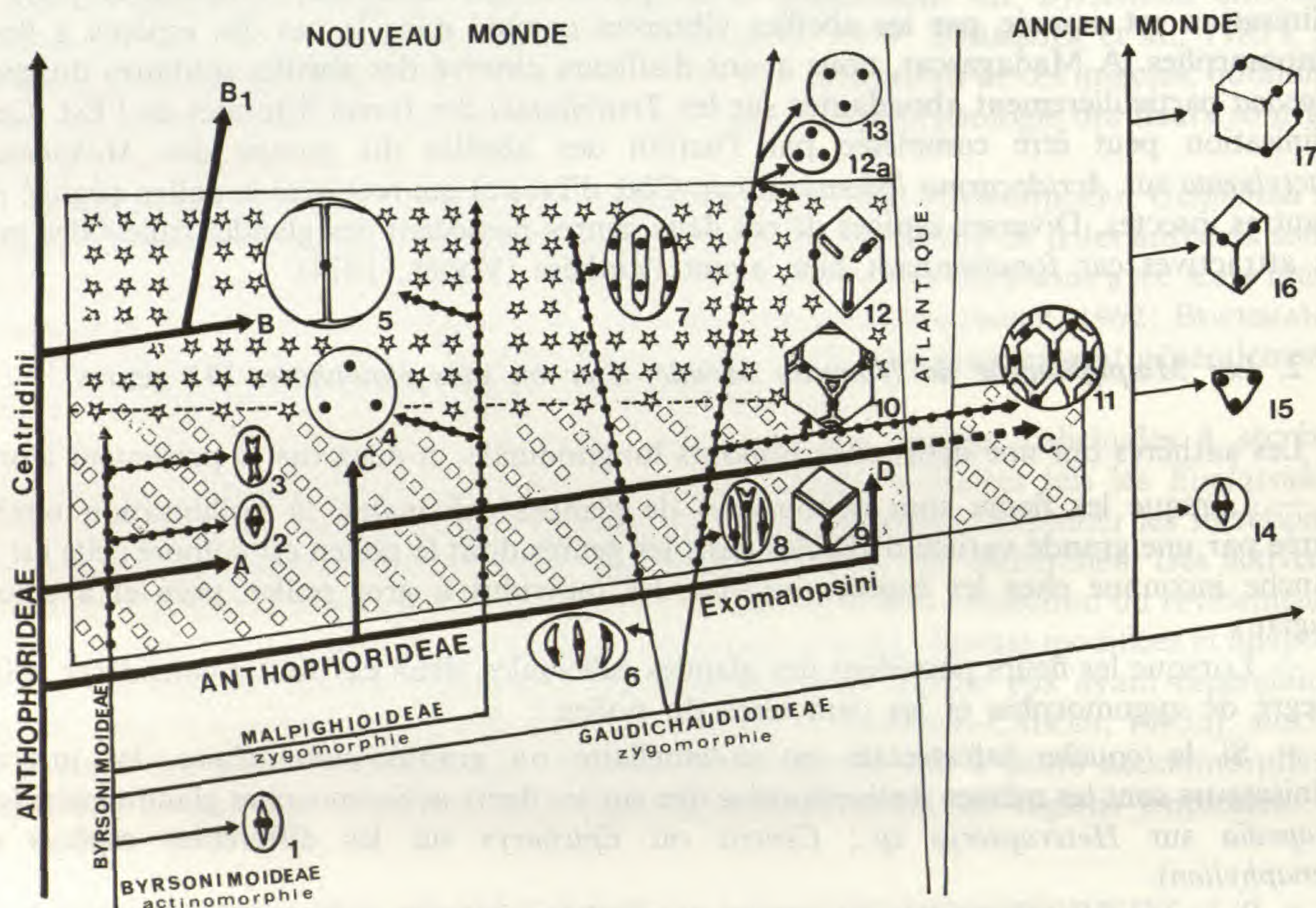


Fig. 1. — Schémas évolutifs superposés des *Malpighiaceae* illustrées par leurs types polliniques (d'après LOBREAU-CALLEN, 1983, modifié) et des *Anthophoridae* pollinisatrices (d'après NEFF & SIMPSON, 1981).

Malpighiaceae. — Fleurs actinomorphes : ex. type pollinique des *Byrsonimoideae* : *Galphimia brasiliensis*; *Byrsonima sp.*; 3, *Lophanthera sp.* — Fleurs zygomorphes : ex. types polliniques des *Malpighioideae* : 4, *Bunchosia sp.*; 5, *Malpighia glabra*; type pollinique des *Gaudichaudioideae* : 6, *Echinopterys glandulosa*; 7, *Tricomaria usilo*; 8, *Banisteriopsis nitrosiodora*; 9, *Peixotoa jussieuana* ; 10, *Stigmaphyllon sp.*; 11, *Stigmaphyllon ovatum* de l'Ouest africain; 12, *Gaudichaudia cynanchoides*, fleurs chasmogames; 12, a, *G. cynanchoides*, fleurs cleistogames; 13, *Hiraea fagifolia*; 14, *Acridocarpus sp.*; 15, *Tristellateia sp.*; 16, *Caucanthus edulis*; 17, *Hiptage bengalensis*.

Anthophoridae. — A = *Epicharis*; B = *Centris*, espèces adaptées à la récolte de l'huile; B1 = *Centris*, espèces ayant perdu cette aptitude; C = *Paratetrapedia* (pointillé indiquant la probabilité de la présence du genre dans l'Ouest-africain selon DESMIER DE CHENON); D = *Tetrapedia*.

Les points noirs sur les lignes matérialisent les élaiophores calicinaux. La surface couverte d'étoiles correspond à la pollinisation assurée par *Centris*; celle couverte de losanges correspond à une pollinisation assurée par *Epicharis, Paratetrapedia, Tetrapedia* et parfois aussi par *Centris*.

1. Certains genres des *Anthophoridae* sont parasites, les larves se nourissant aux dépends de celles d'autres insectes (ex. chenilles).

TABLEAU 3 : Identification des pollens collectés par divers *Anthophoridae* pollinisateurs des *Malpighiaceae* néotropicales. (Les quantités de pollen sont indiquées en pourcentage lorsqu'elles sont supérieures à 0,5 %).

INSECTES	POLLENS TRANSPORTÉS DANS LES PELOTES
GUADELOUPE (insectes capturés par J. JÉRÉMIE)	
Centris sp. capturés sur *Stigmaphyllon ovatum*	*Rhizophora mangle* 98 % *Stigmaphyllon ovatum* 2 %
MEXIQUE (insectes capturés par S. VOGEL)	
Centris cf. *Xanthemisia* capturé sur *Aspicarpa sp.*	*Lupinus* 98 % cf. *Aspicarpa sp.* 1 % *Compositae* (cf. *Chrysanthemum*) *Cucurbitaceae*
Centris tricolor	*Cypella herbertii* 69,9 % *Onagraceae* 30 % *Myrtaceae* *Compositae* (liguliflore)
Centris humilis sg. *Paremisia* (*Melanocentris*)	cf. *Tibouchina* 99,8 % *Vigna sp.* *Gaudichaudia* cf. *cynanchoides*
Centris cineraria	*Calceolaria pritchardii* 25 % *Adesmia sp.* 75 % *Cassia sp.* 99,5 % cf. *Dioclea sp.*
Cf. *Centris*	*Gaudichaudia* cf. *cynanchoides* *Lathyrus sp.* cf. *Capparidaceae* cf. *Mouriri*
Epicharis conica	*Byrsonima sp.* 99 % cf. *Lippia* cf. *Sesbania* *Aspicarpa*
Epicharis affinis	*Eugenia* cf. *belemitana* 75 % *Byrsonima* 25 %
Paratetrapedia melampoda	*Compositae* (*Helianthoideae*) *Lupinus* *Sicyos*
PÉROU (insecte capturé par R. DESMIER DE CHENON).	
Centris sp.	*Compositae* (*Helianthoideae*) 97 % *Papilionoideae* 1 % *Calceolaria sp.* 0,7 % *Dicliptera* 0,7 % *Oenotheraceae* type *Croton*

plus primitives, complexes et élaborées chez les plus évoluées (*Centris*). Ces deux derniers auteurs ont montré par ailleurs que ces deux types de brosses collectrices d'huile sont apparus dans des lignées évolutives indépendantes : d'une part *Paratetrapedia* et *Tetrapedia*, d'autre part *Epicharis* et *Centris*. Quelques espèces de ce dernier genre sont cependant dépourvues de brosses à huile ; elles vivent dans les déserts ou en altitude (*Centris* subgen. *Paracentris p.p.* et *Wagenknechtia p.p.*). Le schéma évolutif de ces *Anthophoridae* proposé par NEFF & SIMPSON (1981) se superpose parfaitement à celui que nous suggérons pour les *Malpighiaceae* (Fig. 1).

Par ailleurs, l'étude du mode de récolte de l'huile végétale a montré que le genre *Centris* est parfaitement adapté aux fleurs zygomorphes les plus évoluées, celles qui sont dépourvues de glandes sur le sépale inférieur (VOGEL, 1974 ; ANDERSON, 1979 ; SIMPSON & NEFF, 1981).

Pourtant, si l'on analyse les pelotes d'individus appartenant à ces quatre genres d'*Anthophoridae* considérés comme les pollinisateurs des *Malpighiaceae* dont les anthères ont une déhiscence longitudinale, on constate qu'elles ne renferment pratiquement aucun pollen de ces espèces (Tableau 3). Leur pollen n'est ni récolté, ni consommé par les abeilles. Produit en faible quantité, on observe que les grains sont recouverts de très peu de pollen-coat et contiennent d'abondantes réserves d'amidon (LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA, 1988), substance indigeste pour les abeilles (ARNOLD & DELAGE-DARCHEN, 1978 ; DELAGE-DARCHEN et al., 1982) et inhabituelle chez les espèces melittophiles (BAKER & BAKER, 1979). En fait la pollinisation par ces abeilles n'est due qu'à l'attraction exercée par l'huile des glandes calicinales et non par le pollen.

L'analyse pollinique des pelotes d'abeilles vibrantes montre qu'elles ne visitent qu'une seule espèce de *Malpighiaceae* à anthère poricide. La cellule végétative de tels pollens renferme peu ou pas de grains d'amidon (ex. *Acridocarpus*). Ce pollen joue un rôle attractif au même titre que l'huile des glandes calicinales produite par d'autres espèces.

On voit ainsi, qu'outre leurs caractères morphologiques, l'évolution des *Malpighiaceae* du Nouveau Monde a pu se manifester par réduction du nombre de grains de pollen et production d'huile plus concentrée, corrélativement à une adaptation de plus en plus élaborée des brosses collectrices d'huile des insectes pollinisateurs.

A ce schéma général, il convient d'ajouter, qu'en limite d'aire géographique quelques-unes des *Malpighiaceae* présentent certaines particularités :

— Sous climat semi-désertique, deux types de fleurs : des fleurs cleistogames pratiquement toute l'année et des fleurs chasmogames melittophiles au printemps, en fin de saison sèche, début de saison des pluies, lors de la période où les *Centris* sont adultes (FRANKIE et al., 1983 ; WOLDA & ROUBIK, 1986).

— En altitude, des fleurs dépourvues ou non d'élaiophores calicinaux et à pollen porés dont les sillons vestigiaux sont désorganisés dans leur répartition et tendent à disparaître (*Banisteriopsis p.p., Hiraea p.p., Pterandra p.p.*). Corrélativement, dans ces régions montagnardes, les insectes du genre *Centris*, seuls pollinisateurs des *Malpighiaceae* les plus évoluées, sont dépourvus de brosses collectrices d'huile.

— Dans le cas d'espèces isolées (espèces ouest-africaines), les pollinisateurs spécifiques étant rares ou absents, il y a autogamie.

IV. CONCLUSION

A la lumière de l'ensemble des données actuelles sur les *Malpighiaceae*, il apparaît que chez les espèces à fleurs actinomorphes (Nouveau Monde) et celles à fleurs zygomorphes de l'Ancien Monde, on ne peut parler que de coadaptation à un certain type de pollinisation. C'est le cas des fleurs à anthères à déhiscence poricide et de celles qui possèdent des élaiophores calicinaux.

En revanche, chez les espèces zygomorphes du Nouveau Monde, on peut être tenté de parler de « coévolution » au sens de MITTER & BROOKS (1983) comme de nombreux auteurs l'ont déjà fait (VOGEL, 1974; SIMPSON & NEFF, 1985). En effet, on remarque que divers caractères tels que les glandes calicinales, le degré de zygomorphie, la morphologie du pollen, les sécrétions lipidiques..., sont directement associés à l'évolution du système collecteur des *Anthophoridae* pollinisateurs. Certains caractères conduisent cependant à discuter de la notion de coévolution dans le cas de cette interrelation.

L'augmentation de la teneur en amidon de la cellule végétative, celle du degré de symétrie du pollen avec une très grande diversification dans le système cubique lié au développement des endoapertures et les variations structurales de l'exine évoluent de façon parallèle chez les *Malpighiaceae* néo- et paléotropicales mais indépendamment du système de pollinisation. Seul le grand développement des sillons vestigiaux dans le système cubique corrélé au développement des élaiophores sont les caractères polliniques directement liés à l'évolution des caractères morphologiques des *Anthophoridae*. Les relations coévolutives ne porteraient donc que sur un nombre restreint de caractères dont la signification sur le plan palynologique est inconnue.

D'autre part, nous avons souligné que le genre *Centris*, pollinisateur sélectif des *Malpighiaceae* évoluées, l'est également avec les trois autres genres d'*Anthophoridae*, pour plusieurs taxons de niveaux évolutifs inférieurs. Il apparaît ainsi qu'il n'y a pas de relations mutualistes *Malpighiaceae*/*Anthophoridae* du type *Ficus*/*Aganoides*, chez lesquels la relation n'est cependant pas rigoureusement absolue (RAMIREZ, 1970; WIEBES, 1972, 1982; MICHALOUD, 1982; MICHALOUD et al., 1982; MICHALOUD et al., 1985).

Dans les interactions *Malpighiaceae*/*Anthophoridae*, il n'est possible de parler de coévolution que si ce terme est utilisé dans un sens large comme l'ont déjà proposé divers auteurs (GILLON, 1986; PESSON, 1985; SCHEMSKE, 1983; WHEELWRIGHT & ORIANS, 1982). On peut aussi envisager simplement un phénomène d'évolution parallèle au sens de FEINSINGER (1983) si l'on donne une signification restreinte au mot coévolution (JANZEN, 1980; FOXD, 1980; FUTUYMA & SLATKIN, 1983). Aucune réponse définitive ne semble pouvoir être apportée sans une connaissance parfaite de l'évolution de l'ensemble de la famille et de ses pollinisateurs.

REMERCIEMENTS : S. VOGEL (Université de Mainz) et J. JÉRÉMIE (Muséum, Paris) m'ont confié des récoltes d'insectes pour analyse. Le travail de terrain à Madagascar, a été financé par la DCRI (MNHN) en collaboration avec l'antenne du Missouri Botanical Garden et l'Université de Tananarive. Les analyses de nectars ont été réalisées avec l'aide de J.-C. CALLEN (Laboratoire de Génétique moléculaire de l'Université Paris Sud-Orsay). Les études anatomiques ont été réalisées avec l'aide de Th. DEROIN (EPHE, Paris). Je remercie spécialement A. LE THOMAS (Laboratoire de Phytomorphologie, EPHE) et J. JÉRÉMIE pour les discussions fructueuses que nous avons partagées.

BIBLIOGRAPHIE

ABSY, M. L., BERZEMA, E. B. & KERR, W. E., 1980. — Plantas nectariferas utilizadas por duas espécies de Melipone da Amazonica. *Acta Amazonica* 10 : 271-281.

ABSY, M. L. & KERR, W. E., 1977. — Algunas plantas visidades para obtença de polen pelo operarias de Melipona seminigra em Manaus. *Acta Amazonica* 7 : 309-315.

ANDERSON, C., 1982. — A monograph of the genus Peixotoa (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Mich. Herb.* 15 : 1-92.

ANDERSON, C., 1986. — Novelties in Stigmaphyllon (Malpighiaceae). *Systematic Bot.* 11 (1) : 120-130.

ANDERSON, C., 1987*a*. — Stigmaphyllon (Malpighiaceae) in Mexico, Central America and the West Indies. *Cont. Univ. Mich. Herb.* 16 : 1-48.

ANDERSON, C., 1987*b*. — Two new species of Stigmaphyllon (Malpighiaceae) from South America. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 16 : 49-53.

ANDERSON, W. R., 1975*a*. — Dicella, a genus of Malpighiaceae new to Central America. *Brittonia* 35 (1) : 37-41.

ANDERSON, W. R., 1975*b*. — The taxonomy of Acmanthera (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Mich. Herb.* 11 (2) : 41-50.

ANDERSON, W. R., 1977. — Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7 : 5-18.

ANDERSON, W. R., 1979*a*. — McVaughia, a new genus of Malpighiaceae from Brazil. *Taxon* 28 (1, 2/3) : 157-161.

ANDERSON, W. R., 1979*b*. — Floral conservation in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11 (3) : 219-223.

ANDERSON, W. R., 1980*a*. — Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207 : 892-893.

ANDERSON, W. R., 1980*b*. — Ectopterys a new genus of Malpighiaceae from Columbia and Peru. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 14 : 11-15.

ANDERSON, W. R., 1980*c*. — Notes on Mascagnia in South America. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 14 : 17-23.

ANDERSON, W. R., 1981. — Malpighiaceae. In the botany of the Guatemala Highland. Part. XI. *Mem. New York Bot. Gard.* 32 : 21-306.

ANDERSON, W. R., 1983. — Lophanthera, a genus of Malpighiaceae new to Central America. *Brittonia* 35 (1) : 37-41.

ANDERSON, W. R., 1985. — Peregrina, a new genus of Malpighiaceae from Brazil and Paraguay. *Systematic Botany* 10 (3) : 303-307.

ANDERSON, W. R. & GATES, B., 1975. — Notes on Banisteriopsis from South Central Brazil. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 11 (2) : 51-55.

ANDERSON, W. R. & GATES, B., 1981. — Barnebya, a new genus of Malpighiaceae from Brazil. *Brittonia* 53 : 275-284.

ARÈNES, J., 1950. — Malpighiaceae. *Flore de Madagascar et des Comores*, 180ᵉ fam. : 1-83.

ARÈNES, J., 1959. — Répartition géographique des Malpighiaceae vivantes et fossiles. *Bull. Soc. Biogéo. Paris*, 290 : 81-108.

ARNOLD, G. & DELAGE-DARCHEN, B., 1978. — Nouvelles données sur l'équipement enzymatique des glandes salivaires de l'ouvrière d'Apis mellifica (Hyménoptère, Apidé). *Ann. Sci. Nat., Zoologie* 20 : 401-422.

BADRÉ, F., 1972. — Malpighiaceae. *Flore du Cameroun* 14 : 3-22.

BADRÉ, F., 1972. — Malpighiaceae. *Flore du Gabon* 21 : 3-18.

BAIJNATH, H. & RAMCHARUM, S., 1983. — Aspects of pollination and floral development in Ficus capensis Thunb. (Moraceae). *Bothalia* 14 : 883-888.

BAKER, H. G. & BAKER, I., 1973. — Some anthecological aspects of the evolution of nectar- producing flowers, particularly aminoacid production in nectar. *In* : HEYWOOD, V. H., ed., *The interactions of taxonomy and ecology*. Academic press, London, New York : 243-264.

BAKER, H. G. & BAKER, I., 1979. — Starch in Angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 66 (5) : 591-601.

BUCHMANN, S. L., 1983. — Buzz pollination. *In* : JONES, C. E. & LITTLE, J. R., ed., *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Co, New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne : 73-113.

BUCHMANN, S. L. & HURLEY, J. P., 1978. — A biophysical model for buzz-pollination in Angiosperms. *J. Theor. Biol.* 72 : 639-657.

BUCHMANN, S. L., JONES, C. L. & COLIN, L. J., 1977. — Vibratile pollination of Solanum douglasii and S. xanti (Solanaceae) in Southern California. *Wasmann J. Biol.* 35 (1) : 1-25.

CUATREACASAS, J., 1958. — Malpighiaceae. Prima Flora Colombia, 2. *Webbia* 13 (2) : 343-664.

DELAGE-DARCHEN, B., RAMOS DE CONCONI, J. & CUADRIELLO-AGUILAR, I., 1982. — Comparaison entre l'équipement enzymatique des glandes salivaires et de l'intestin moyen des diverses espèces d'abeilles sociales. *Apidologie* 13 (3) : 265-273.

DUFRÈNE, E., 1987. — Rapports pollens — Apis mellifera — Plantes de savanes du Kenya. *Mem. Trav. E.P.H.E.*, Inst. Montpellier, 17 : 50-67.

EHRLICH, P. R. & RAVEN, P. H., 1964. — Butterflies and plants. A study in coevolution. *Evolution* 18 : 586-608.

ENGEL, M. S. & DINGEMANS-BAKELS, F., 1980. — Nectar and pollen resource for stingless bees (Meliponinae — Hymenoptera) in Surinam (South America). *Apidologie* 2 (4) : 341-350.

FOX, L. R., 1981. — Defense and dynamic in plant-herbivore systems. *Am. Zool.* 21 : 853-864.

FEINSINGER, P., 1983. — Coevolution and pollination. *In* : FUTUYAMA, D. J. & SLATKIN, M., ed., *Coevolution*. Sinauer Associates Sunderland Massachusetts : 282-310.

FRANKIE, G. W., HABER, W. A., OPLER, P. A. & BAWA, K. S., 1983. — Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. *In* : JONES, C. E. & LITTLE, R. J., *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne : 411-447.

FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M., 1983. — Introduction. *In* : FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M., ed., *Coevolution*, Sinauer Associates Sunderland Massachusetts : 1-13.

GATES, B. E., 1977. — A monograph of Bamisteriopsis and Diplopterys. Malpighiaceae. *Flora Neotropica.*

GERMERAAD, J. H., HOPPING, C. A. & MULLER, J., 1968. — Palynology of tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Paleobot. Palyn.* 6 : 189-348.

GILLON, Y., 1986. — Coévolution cumulative et coévolution substitutive. *Acta oecologia, Oecol. gener.* 7 (1) : 27-36.

GRAHAM, A., 1976. — Studies in neotropical paleobotany. II, the miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 : 787-842.

GRAHAM, A., 1985. — Studies in neotropical paleobotany. IV, the eocene communities of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72 : 504-534.

GRAHAM, A., 1987. — Miocene communities and paleoenvironments of Southern Costa Rica. *Amer. J. Bot.* 74 (10) : 1501-1518.

HURD, P. D., LINSLEY, E. G. & WHITAKER, T. W., 1971. — Squash and gourd bees (Peponapis, Xenoglossa) and the origin of the cultivated Cucurbita. *Evolution* 25 : 218-234.

JANZEN, D. H., 1979. — How to be a fig. *Rev. Ecol. Syst.* 10 : 13-51.

JANZEN, D. H., 1980, — When is it coevolution? *Evolution* 34 : 611-612.

JUSSIEU, A. de, 1843-1944. — Monographie de la famille des Malpighiaceae. *Arch. Mus. Hist. Nat., Paris* 3 : 5-151 ; 255-616.

KUYL, O. S., MULLER, J. & WATERBOLK, H. Th., 1955. — The application of palynology to oil geology with reference to western Venezuela. *Geologie en Mijnbouw* 3, ser. nov., 17 : 49-76.

LACHAISE, D., 1982. — Comment les peuplements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement : la théorie de la coévolution de la structure des peuplements. *Rev. Ecol. (Terre, Vie)* 36 : 481-538.

LOBREAU, D., 1967. — Contribution à l'étude du pollen des Malpighiaceae d'Afrique. *Pollen et Spores* 9 (2) : 241-277.

LOBREAU, D., 1968. — Le pollen des Malpighiaceae d'Afrique et de Madagascar : étude sur la systématique des genres à la lumière de nouvelles observations palynologiques. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, sér. A, 30 (1) : 59-83.

LOBREAU-CALLEN, D., 1974. — Problèmes de palynologie liés à la dérive des continents. Etude de quelques taxons tropicaux. *Sci. Géol. Bull.* 27 (1-2) : 147-168.

LOBREAU-CALLEN, D., 1975. — Malpighiaceae, Fam. 108. *In* : STRAKA, H., ed., Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores* 17 (1) : 42-49.

LOBREAU-CALLEN, D., 1975. — Le pollen de Caucanthus edulis Forsk. (Malpighiaceae), structure de l'exine. *Bull. Soc. Bot. France* 122 : 113-116.

LOBREAU-CALLEN, D., 1982. — Analyse de la répartition géographique des Malpighiaceae d'après les caractères du pollen et de la pollinisation. *Congrès de l'Association for studies of the Taxonomy of the Flora of Tropical Africa, Pretoria,* 8-13 janvier 1982, Synopses : 31.

LOBREAU-CALLEN, D., 1983*a*. — Insectes pollinisateurs et pollen des fleurs à élaiophores. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 205-212.

LOBREAU-CALLEN, D., 1983*b*. — Analyse de la répartition géographique des Malpighiaceae d'après les caractères du pollen et de la pollinisation. *Bothalia* 4 (3-4) : 871-881.

LOBREAU-CALLEN, D., 1984. — Pollen et Paléobotanique des Malpighiaceae. Symp. « *Palynologie et paléobotanique* », A.P.L.F., septembre, 1981, Genève, Rev. Paléobiol., Genève, vol. spécial : 131-138.

LOBREAU-CALLEN, D., 1986. — Comportement d'Apis mellifera var. Adansonii dans deux milieux différents de savane arborée ouest-africaine. *Actes Coll. Insectes sociaux* 3 : 61-71.

LOBREAU-CALLEN, D., 1987. — Relation Pollen/Floral oil glands/Solitary Bees : Malpighiaceae/Anthophoridae. *Abstracts of the general lectures, Symposium papers and posters.* XIV Internat. Bot. Congress, Berlin, July 24-August 1, 1987 : 373.

LOBREAU-CALLEN, D. & COUTIN, R., 1984. — Pollens et Apoides au Sénégal : pollinisation et comportement. *Les Colloques de l'INRA* 21 : 267-273.

LOBREAU-CALLEN, D. & COUTIN, R., 1987. — Ressources florales exploitées par quelques Apoïdes des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies. *Agronomie* 7 (4) : 231-246.

LOBREAU-CALLEN, D. & SUAREZ-CERVERA, M., 1988. — Relations entre l'écologie et la structure pollinique, et investissement énergétique pour la reproduction chez Gaudichaudia cynanchoides H.B.K. (Malpighiaceae). *Mem. et Trav. Instit. Français, Pondichery* 25 : 359-372.

MACBRYDE, B., 1970. — *A revision of the Galphimiinae Ndz., Malpighiaceae.* Ph. D. Thesis ined., Washington Univ.

MACGREGOR, S. E., 1974. — Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook* 496 : 1-411.

MICHALOUD, G., 1982. — *Figuiers tropicaux et pollinisation*. Film (Réalisation A. Devez). Service du Film de Recherche Scientifique, Paris.

MICHALOUD, G., MICHALOUD-PELLETIER, S., WIEBES, J. T. & BERG, C. C., 1985. — The co-occurrence of the two pollinating species of fig wasp and one species of fig. Flower-Ecology. *Proceedings Kroninklijke Nederlandse Akad. Van Wetenschappen*, C 88 (1) : 93-119.

MICHENER, C. D., 1962. — An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Rev. Biol. Trop.* 10 (2) : 167-175.

MICHENER, C. D. & MOURE, J. S., 1957. — A study of the classification of the more primitive non parasitic anthophoridae bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 112 : 395-452.

MITTER, C. & BROOKS, D. R., 1983. — Phylogenic aspects of coevolution. *In* : FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M., ed., *Coevolution*. Sinauer Associates Sunderland Massachusetts : 65-98.

NEFF, J. L. & SIMPSON, B. B., 1981. — Oil collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera) : morphology, function, and use in systematics. *J. Kans. Entom. Soc.* 54 (1) : 95-123.

NIEDENZU, F., 1928. — Malpighiaceae. *In* : ENGLER, A., ed., *Das Pflanzenreich*, Leipzig 14 : 1-141.

NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL-GÜLDENBANDT, M., 1907. — Extraflorale Zuckerausscheidung und Ameisenschutz. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, ser. 2, 6 : 195-322.

PESSON, P., 1985. — Exemples de vivariance chez les pollinisateurs. Incidence sur l'isolement des races ou espèces chez les Angiospermes. *Bull. Ecol.* 17 (3) : 195-212.

PIJL, VAN DER, L. & DODSON, C., 1966. — Orchid flowers. Their pollination and evolution. *Univ. Miami Press* (Coral Gables) : 1-214.

POWELL, J. A. & MACKIE, R. A., 1966. — Biological interrelationships of moths and Yucca whipplei (Lepidoptera : Gelechiidae, Blastobasidae, Podoxidae). *Univ. Calif. Publ. Entom.* 42 : 1-46.

RAKOSI, L., 1973. — Palynologie des formations paléogènes du Bassin de Dorog. *Ann. Instit. Geologici Publici Hungar* 55 (3) : 497-697.

RAMIREZ, B. W., 1970. — Taxonomic and biological studies of neotropical figs wasps (Hymenoptera : Aganoidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 39 : 1-44.

RAMIREZ, B. W., 1974. — Coevolution of Ficus and Aganoidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 770-780.

RIDLEY, C. C., 1892. — The Yucca moth and Yucca pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 3 : 99-159.

ROBERTSON, K. R., 1972. — The Malpighiaceae in the South-eastern United-States. *J. Arnold Arbor.* 53 : 101-112.

SCHEMSKE, D. W., 1983. — Limits to speciation and coevolution in plants — animals mutualism. *In* : NITECKI, M. H., ed., *Coevolution*, Univ. Chicago Press, Chicago : 67-109.

SIMPSON, B. B. & NEFF, J. L., 1981. — Floral Rewards : alternatives to pollen and nectar. *Ann Missouri Bot. Gard.* 68 : 301-302.

SIMPSON, B. B. & NEFF, J. L., 1985. — Plants, their pollinating, and the great american interchange. *In* : STEHLI, F. G. & WEBB, S. D., *The great american biotic interchange*. Plenum Publishing Co., Topics in geobiology 4 : 427-452.

SOLE DE PORTA, N., 1961. — Contribucion al estudio palinologico del terciario en Colombia. *Bol. Geol.* 7 : 55-81.

SOMMEIJER, M. J., DE ROOY, G. A., PUNT, W. & DE BRUIJN, L. L. M., 1980. — A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stringless bees (Hym., Meliponidae) and honey bees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. *Apidologie* 14 (3) : 205-224.

TAYLOR, D. W. & CREPET, W. L., 1987. — Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant pollinator relationship. *Amer. J. Bot.* 74 (2) : 274-286.

THOMPSON, J. N., 1982. — *Interaction and coevolution*. Willey-Interscience, New York.

THOMPSON, J. N., 1986. — Patterns in coevolution. *In* : STONE, A. R. & HAWKSWORTH, ed., *Coevolution and systematics*. Systematics Association, Clarendon Press, Oxford : 119-143.

VOGEL, S., 1974. — Oelblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7 : 1-267.

VOGEL, S., 1987. — History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *XIV Intern. Bot. Congress, Berlin (West)*, Germany, July 24-August 1, 1987, Abstracts : 308.

WHEELWRIGHT, N. T., & ORIANS, G. H., 1982. — Seed dispersal by animals contrasts with pollen dispersal, problems of terminology and contraints on coevolution. *Am. Naturalist* 119 : 402-413.

WIEBES, J. T., 1972. — The genus Alfonsiella Waterson (Hymenoptera, Chelcidoideae, Agaonidae). *Zool. Meded.* 47 : 321-330.

WIEBES, J. T., 1979. — Coevolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10 : 1-12.

WIEBES, J. T., 1982. — The association of figs and fig-insects. *Rev. Zool. Afr.* 100 : 63-71.

WOLDA, H. & ROUBIK, D., 1986. — Nocturnal bee abundance and seasonal bee activity in a panamian forest. *Ecology* 67 (2) : 426-433.

Revue bibliographique — *Reviews*

A. Cronquist. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, Second Edition. The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458, U.S.A. 555 p + VIII (1988).

Cette deuxième édition de l'ouvrage bien connu de CRONQUIST paru en 1968, et republié avec un addendum de deux pages en 1978, est en très grande partie une œuvre nouvelle. Le volume était initialement de 396 pages et comprenait 5 chapitres. Il atteint aujourd'hui pour notre plus grande satisfaction, 555 pages et 7 chapitres. Un livre aussi riche de substance ne peut être analysé brièvement. Je dirai simplement ceci : associé au précédent traité (1261 pages) du même auteur, publié en 1981 (An integrated system of classification of flowering plants) il représente une somme magistrale, du niveau de celle du botaniste de Léningrad, A. TAKHTAJAN, publiée principalement en langue russe. Grâce à ces deux auteurs la phytosystématique de la deuxième moitié du XX[e] siècle a maintenu le haut rang qui était le sien aux époques antérieures. Les deux volumes de CRONQUIST, œuvre d'une vie, ont la qualité et auront la longévité du « Bentham & Hooker ». C'est un grand bonheur de voir paraître ces grands ouvrages au moment même où triomphe la biologie moléculaire et où se fait sentir à nouveau un grand besoin de connaissance à l'échelle des ensembles organiques vivants et de la différenciation taxonomique.

Un mot sur la teneur du livre : deux chapitres ont été ajoutés, l'un sur la spéciation, l'autre sur les taxons infraspécifiques ; des développements sont présentés sur certains aspects de l'évolution taxonomique moderne, en particulier sur le cladisme. En fait le livre entier a été revu et profondément modifié et mis à jour. Deux exemples pris au hasard : les Salicales en 1968 comportaient 4 références bibliographiques ; elles en comportent aujourd'hui 5, dont 4 nouvelles. Les Papavérales en 1968 étaient suivies de 5 références ; elles le sont aujourd'hui de 11. Et ainsi de suite pour les 83 ordres traités.

Notons qu'en appendice l'auteur attire l'attention sur une hypothèse négligée de EHRENDORFER (1977) selon laquelle les *Rosidae* et les *Dilleniidae* pourraient avoir leur souche non directement dans les *Magnoliidae*, mais directement dans les *Hamamelididae*. Il y aurait eu ajoute CRONQUIST une nouvelle élaboration florale à partir de cette dernière sous-classe, laquelle prend sa source cependant chez les *Magnoliidae*. Mais je me demande, quant à moi, si les *Hamamelididae* dérivent vraiment des *Magnoliidae*? Ne sont-elles pas plutôt un courant relativement avancé parallèle aux *Magnoliidae*?

Une seule critique : CRONQUIST a des idées, une conception, bien arrêtées en fonction de ses lectures, de ses recherches, de ses réflexions, ce qu'atteste en particulier le choix des nombreux portraits de botanistes (photos) qu'il a souhaité voir prendre place dans son livre, le premier d'entre-eux étant C. H. BESSEY (1845-1915). Je regrette, quant à moi, qu'il ait délibérément négligé les travaux de ceux, peu nombreux et souvent contestés, qui ne s'alignent pas parfaitement derrière l'Ecole dominante. Je regrette que le grand auteur, à qui les botanistes systématiciens contemporains doivent tant, ait osé écrire : « Pour d'autres points de vue, lisez d'autres auteurs » sans noter d'une ligne ou deux quelles étaient les fausses routes auxquelles il faisait ainsi allusion.

Ma conclusion : « The Evolution and Classification of Flowering Plants », deuxième édition, est un livre de base qui sera « aimé » (il l'est passionnément par l'auteur de cette analyse) et que tout botaniste systématicien, ou non spécialisé, doit avoir, et à portée de la main.

Jean-F. LEROY.

R. Braque. *Biogéographie des continents*. Masson, Paris, Barcelone, Milan, Mexico, 470 p., 175 fig. (1988).

L'ouvrage du Professeur R. Braque nous apporte une analyse des faits fondamentaux qui sont à la base des structures biogéographiques. Cet ouvrage, conçu à l'échelle mondiale, comporte trois parties qui correspondent à des niveaux différents des faits biogéographiques.

La première partie (Livre Premier) traite d'abord de l'organisation générale de la biosphère. Le point de départ en est la notion de formation végétale : critères de reconnaissance, formes biologiques, modèles architecturaux, modes et stratégies de la croissance, les modèles et leurs réitérations. Ainsi est amené un exposé sur l'organisation verticale et horizontale des biomes : forêts, formations herbacées. L'auteur aborde ensuite les sols : définition, constituants, etc. Il développe particulièrement les relations étroites qui existent entre le sol et le biome. L'ouvrage traite ensuite les grandes familles de biomes continentaux : les forêts, qui représentent les 4/5 de la biomasse des continents, les formations herbeuses, les formations arbustives. Ceci amène à parler des écotones, parmi lesquels le front des continents vers l'océan (mangroves, etc.), et aussi les mosaïques forêts-savanes.

La seconde partie du Livre Premier trace les traits majeurs de l'organisation zonale et régionale. L'auteur traite successivement la végétation des hautes latitudes (toundra, etc.), les régions forestières et steppiques des latitudes moyennes (avec des exposés concernant les types de forêt d'Europe, d'Amérique et d'Extrême-Orient). L'auteur passe ensuite aux marges subtropicales, cadre qui englobe les régions de climat méditerranéen. Puis vient un chapitre consacré aux domaines arides, pour lesquels sont distingués des types forestiers et steppiques. Un exposé rapide traite des régions arides tropicales, parmi lesquelles figure l'espace saharo-sindien. Le chapitre VIII est consacré à la zone intertropicale : conditions de milieu, forêts, mosaïques forêt-savane, savanes. L'auteur étend ensuite son étude à la troisième dimension de l'espace. Les conditions écologiques en montagne sont exposées. L'originalité des flores montagnardes est soulignée. Des exemples pris dans le monde tempéré et en pays tropicaux sont brièvement énoncés.

La troisième partie est consacrée à la logique de la biosphère. Les notions de continuum et d'unités sont discutées (formations, associations, groupes écologiques, séries évolutives). Ceci amène à exposer brièvement la dynamique de la phytosphère et du sol.

Le Livre Deuxième traite de l'écosphère. Le point de départ en est l'écosystème, dont le fonctionnement est retracé. Le chapitre suivant est consacré aux aspects géographiques de la photosynthèse : radiation solaire, albédo, éclairement énergétique à l'intérieur des écosystèmes. Le problème de l'eau dans l'écosphère est ensuite traité, avec ses aspects écologiques et physiologiques. La sécheresse est particulièrement développée, avec la question des xérophytes, et de leurs types de stratégies. Enfin sont exposés quelques autres aspects de la nutrition, ce qui donne lieu à un intéressant aperçu synthétique sur la géographie des cycles de nutriments. L'auteur aborde ensuite les conditions de la croissance et du développement. La question des rythmes biologiques est particulièrement examinée. Puis est tracé rapidement le rôle du milieu.

Avec le Livre Troisième, l'ouvrage aborde les faits dans leur cadre historique. Les faits chorologiques sont particulièrement développés, dans la perspective de leur histoire. Les grandes unités chorologiques sont exposées. L'évolution ancienne de la biosphère est esquissée. L'ouvrage se termine par une bibliographie sélectionnée et par un index.

L'ouvrage de R. Braque constitue une très intéressante analyse des faits qui sont à l'origine des structures biogéographiques actuelles. Il sera incontestablement très utile comme introduction à la biogéographie. Les biogéographes y trouveront des éléments de référence. Il faut féliciter l'auteur d'avoir construit son analyse à l'échelle mondiale, et selon un éventail très large de documents et de disciplines. L'ouvrage est fort bien illustré, avec d'excellentes photographies, de nombreux diagrammes et cartes. Il constitue ainsi une somme, qui fera date et est appelée à un très bon succès.

R. Schnell.

Reitsma, J. M. *Végétation forestière du Gabon/Forest vegetation of Gabon.* (Bilingue : anglais, français). Tropenbos Technical Series 1 : 142 p., 19 fig., 18 tableaux, 116 références bibliogr., 3 appendices de données. Stiching Tropenbos, Galvanistraat 9, 6716 AE EDE, Pays-Bas (1988).

Les inventaires forestiers étayés par des récoltes d'herbier conformes aux exigences modernes de l'identification et de son contrôle sont encore peu nombreux pour le Gabon. Les quatre parcelles d'un hectare inventoriées par REITSMA sont largement dispersées sur le territoire gabonais (les deux plus rapprochées sont à 125 km l'une de l'autre). Les spécimens qui ont permis l'identification des espèces sont cités dans l'appendice II, dans lequel l'auteur signale les données absentes avec une probité qu'il n'est pas inutile de souligner. Les procédures d'observations et de mesures sont définies avec soin. Cette importante contribution et sa rigueur méthodologique s'inscrivent dans le cadre d'un programme d'inventaire des forêts ombrophiles initié par le New York Botanical Garden en vue d'obtenir des données comparables non seulement dans l'espace (forêts paléotropicales et néotropicales) mais aussi dans le temps (mortalité et régénération des arbres et phénologie). Outre l'ample moisson de faits nouveaux et la modernité méthodologique, on trouvera dans ce travail des discussions conduites avec maîtrise et des hypothèses formulées avec prudence sur divers aspects tels que la distribution spatiale des individus conspécifiques, la présence des contreforts, la mortalité des arbres, la phénologie, etc.

L'étude de REITSMA doit beaucoup à la création de l'Herbier National du Gabon en 1983, premier témoin et artisan internationalement considéré d'un renouveau dans l'investigation de la forêt gabonaise. Ce renouveau coïncide avec une nouvelle approche des problèmes de la forêt dense humide, bien résumée par PRANCE dans son avant-propos : faire aller de pair l'utilisation et la conservation grâce à une connaissance fondée sur des inventaires détaillés étayés sur des collections de spécimens déterminés avec précision. Fait assez inhabituel, cette publication est bilingue : la correspondance entre la version française et la version anglaise paraît assez satisfaisante pour être utilisée avec profit par tous ceux qui ont besoin de mieux connaître l'équivalence des concepts biogéographiques dans les deux langues. La présentation sobre, claire et soignée, traduit la réelle valeur du contenu. Tropenbos est à la fois le nom d'une fondation sise en Hollande, d'un programme scientifique américain, gabonais et hollandais et celui de cette publication dont le premier numéro de qualité mérite une sincère estime et des vœux de bonne continuation.

J.-J. FLORET.

M. Steentoft. *Flowering plants in West Africa.* Cambridge University Press, Cambridge, etc., 344 p., 86 fig. (1988).

Un des grands mérites du livre de M. STEENTOFT réside dans les choix difficiles qu'elle a assumés pour mener à bien le traitement riche et concis d'un sujet immense : les plantes à fleurs de l'Afrique de l'Ouest. Ces choix témoignent d'une vaste culture et d'un sens pédagogique remarquable, rarement réunis. La dition de cet ouvrage correspond à celle de Flora of West Tropical Africa, ed. II, de HUTCHINSON & DALZIEL. Les deux premiers chapitres, consacrés à la phytogéographie de l'Afrique de l'Ouest, constituent un condensé bien équilibré des connaissances sur les relations interspécifiques, les formations végétales et les groupements floristiques les plus répandus ; peut-être eût-il fallu adjoindre un court développement sur la chorologie, afin de situer la flore ouest-africaine par rapport au reste de l'Afrique et du monde. Suivent 38 chapitres : chacun est consacré à une famille d'Angiospermes choisie pour son importance écologique ou économique. La place accordée aux variations morphologiques selon le genre, à la pollinisation et aux modes de dissémination ainsi qu'aux aspects économiques, donne à chacun de ces exposés un caractère dynamique et ouvert. Des illustrations au trait montrent correctement les caractères morphologiques les plus distinctifs de chaque famille avec un souci pédagogique toujours prédominant. Le bibliographie a été judicieusement limitée aux travaux récents les plus significatifs. Ainsi, le bonheur avec lequel est conduit

chaque exposé, amène à regretter que le nombre des familles ne soit pas plus élevé. Ce manuel est à recommander surtout aux étudiants des Universités ainsi qu'aux enseignants des écoles secondaires. Mais il répond aux besoins de ceux qui, lors d'une première approche du monde végétal africain, désirent s'initier à son étude, à condition qu'ils possèdent déjà les concepts élémentaires de la Botanique et de la Biologie Végétale.

J.-J. FLORET.

R. Schnell. *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale.* Tome 1 : généralités, les flores, les formations forestières denses et les formations mésophiles, 480 p., 120 fig. (1987). Tome 2 : les formations xériques, le peuplement des montagnes, la végétation aquatique et littorale, les plantes utiles, 448 p., 92 fig. (1987). Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, Mexico, Sao Paulo.

Cet ouvrage constitue la suite à quatre volumes que le Professeur R. SCHNELL a consacrés, les deux premiers, aux généralités sur les flores, les structures, les milieux et les groupements végétaux des pays tropicaux, les deux suivants à l'Afrique tropicale. Ces deux nouveaux volumes forment une récapitulation synthétique des faits connus concernant le couvert végétal de l'Amérique tropicale.

Le tome 1 commence par des exposés généraux, notamment sur les premières explorations botaniques de ces régions. Puis l'auteur traite des flores de l'Amérique tropicale dans son ensemble : principaux groupes, répartitions, affinités, endémismes, etc., et discute les diverses interprétations de l'origine des flores, en particulier la question des migrations végétales. Les grands types de végétation sont ensuite abordés et exposés selon les gradients écologiques et physionomiques. C'est ainsi que sont d'abord traitées les forêts denses hygrophiles, qui forment un ensemble comprenant les forêts d'Amazonie et des Guyanes, leurs prolongements et les forêts de la façade atlantique du Brésil ainsi que celles du Nord de l'Amérique du Sud. Cette grande entité se prolonge en Amérique centrale et jusqu'au Sud-Est du Mexique. Les formations mésophiles, herbeuses et arborées, sont ensuite exposées. Un développement particulier est consacré aux *cerrados* du Brésil et l'auteur précise les faits connus concernant leur flore, leur écologie, la question de leur origine, et parle brièvement de la formation plus dense qui s'en rapproche, le *cerradão* brésilien.

Le tome 2 débute par le traitement des formations nettement xérophiles regroupant : les *caatingas* du Nord-Est brésilien, les formations sèches du Nord de la Colombie et du Vénézuéla, celles du Chaco, les régions désertiques et subdésertiques de la côte pacifique de l'Amérique du Sud, ainsi que la végétation des *Lomas*, hauteurs situées au niveau des nuages en arrière de cette côte. Six chapitres sont consacrés aux Andes tropicales et particulièrement à leurs régions supérieures (*paramos, puna*) qui renferment une flore très originale. Le couvert végétal des moyennes et hautes altitudes du Mexique, celui des régions subdésertiques du Nord de l'Amérique tropicale, des Antilles et des îles Galapagos sont exposés brièvement, mais, pour chaque entité, l'auteur fait nettement ressortir les groupements originaux et discute les hypothèses formulées pour expliquer l'origine des diverses formations. Il en est de même en ce qui concerne la végétation hydrophytique et celle des régions littorales : par exemple, les pages consacrées aux Podostémacées et à la mangrove. Enfin, un chapitre est consacré aux plantes utilisées par l'homme : espèces de l'ancien monde introduites à l'époque moderne (blé, orge, avoine, riz, canne à sucre, etc.); espèces alimentaires de base, originaires d'Amérique (maïs, pomme de terre, manioc, etc.); mais aussi espèces de cueillette, éparses dans la végétation naturelle, servant de complément alimentaire, comme par exemple une Cyanophycée aquatique et les « pseudo-céréales » des hautes Andes (*Chenopodium, Amaranthus*). A la fin de ce tome 2, on trouve un glossaire de 36 pages concernant les termes les plus employés localement et leurs équivalents, une bibliographie de 78 pages, un index des noms scientifiques et un index général.

L'ouvrage de R. SCHNELL est abondamment illustré de cartes, de schémas, et surtout de nombreuses et excellentes photographies, qui éclairent le lecteur sur l'aspect de certaines espèces et de paysages botaniques particuliers. Il ne constitue pas uniquement une compilation des nombreux auteurs qui ont travaillé sur la biogéographie de l'Amérique tropicale : R. SCHNELL nous communique aussi de

pertinentes observations personnelles et bon nombre de réflexions comparatives inspirées par sa grande connaissance des autres milieux tropicaux, en particulier d'Afrique et d'Asie. L'ensemble de la documentation apportée forme une riche synthèse qui pourra être utile à titre d'initiation, mais elle constitue surtout un excellent instrument de travail pour tout botaniste, phytogéographe ou non. C'est un indispensable ouvrage de référence, unique en langue française.

J. JÉRÉMIE.

C. S. Sargent. *Plantae Wilsonianae.* Dioscorides Press, Portland, Oregon, 3 vol. en « reprint » : 1 (1913), 1988, 7 + 612 p.; 2 (1916), 1988, 662 p.; 3 (1917), 1988, 7 + 666 p.

Ce « reprint » d'un ouvrage épuisé essentiel pour les connaissances floristiques de l'ouest de la Chine, constitue le vol. 3 de la série « Biosystematics, Floristic and Phylogeny » de Dioscorides Press, originellement le n° 4 des « Publications of the Arnold Arboretum » de l'éd. originale de Cambridge University Press. Il s'agit de la reproduction exacte, dans l'ordre d'origine, des contributions de spécialistes qui étudièrent les riches collections réalisées par Ernest Henry WILSON entre 1907 et 1910 en Chine occidentale, collections venues compléter celles du Père Armand DAVID (découvreur du *Davidia*... et du Grand Panda !). L'exploitation des quelques 50.000 exsiccata fut réalisée sans ordre taxinomique, les contributions d'identifications étant publiées en fonction des résultats apportés par les spécialistes. Si cette démarche peut dérouter (car des Saxifragacées suivent le genre *Pinus* et les Rosacées se trouvent « éclatées » sur deux des volumes, etc.), elle eut le mérite d'être efficace et de permettre rapidement (en 7 années) l'exploitation des collections de WILSON. C'est donc une œuvre tout à fait remarquable dont il faut se rappeler qu'elle ne se limite pas à une « description d'herbier »; à l'occasion de l'analyse des spécimens de WILSON qui permirent de définir de très nombreux taxons jusque-là inconnus, nombre de spécialistes établirent des clés ou même des conspectus des espèces sur une large échelle (comprenant la Chine et d'autres régions d'Asie). Ainsi, le traitement des genres et espèces dans Plantae Wilsonianae demeure souvent une base majeure de la connaissance actuelle de certains groupes. Cette réédition constitue donc un apport qu'apprécieront tous les botanistes s'occupant des flores asiatiques et qui ne pouvaient plus disposer de cet ouvrage. La présentation sous couverture cartonnée et jacquette est excellente, la reproduction très lisible même pour les petits textes. Un seul regret est que l'Editeur de la série, Th. R. DUDLEY, n'ait pas fait inclure en début d'ouvrage, un court historique comparatif des explorations « pré-wilsoniennes » et « post-wilsoniennes » en Asie orientale, ce qui aurait permis de souligner l'importance que conserve cet ouvrage dans la connaissance scientifique actuelle. Une table synthétique des trois volumes aurait été utile (et aisée à établir avec les moyens actuels), afin de remédier au fait que les familles soient traitées hors d'un système classificatoire continu. Ces remarques n'enlèvent rien à la valeur considérable de ce « reprint » pour la recherche en botanique asiatique.

G. AYMONIN.

E. Beckett. *Wild Flowers of Majorca, Minorca and Ibiza* (with keys to the flora of the Balearic Islands). Balkema, Rotterdam, 1 vol., 222 p., 8 pl. coul., 2 fig. (1988).

La diversité des publications de floristique en langue anglaise surprendra toujours et cet ouvrage ne démentira pas ce sentiment. Aussi, offrir aux quelques millions de visiteurs que reçoivent les Baléares chaque année, un nouveau manuel nécessitait un esprit nouveau; c'est le mérite particulier de ce Guide sur lequel la sagacité des spécialistes comme la curiosité des amateurs pourront s'exercer. En fait, cet ouvrage est assez différent des petits guides classiquement édités, car il s'agit d'une succession de clés permettant d'aboutir à l'identification des espèces, ceci selon un cheminement soit dichotomique (les clés proprement dites) soit « au juger » (les caractères majeurs montrés par les planches couleurs). Après quelques généralités (dont un rappel de la nécessité de protéger les plantes sauvages), on trouvera

successivement : une clé des familles de plantes présentes aux Baléares, incluant clés principales (pour les Ptéridophytes, les Gymnospermes, les Angiospermes) et clés secondaires à l'intérieur des Angiospermes (morphologie générale, plantes aquatiques, arbres et arbustes, plantes herbacées, plantes actinomorphes de type 3, 4, 5 ou plus, plantes zygomorphes). Suivent, dans l'ordre, des clés dites des genres, mais en fait conduisant aux espèces de chaque genre : Ptéridophytes, Gymnospermes, Dicotylédones, puis Monocotylédones. Pour chaque taxon de niveau spécifique retenu, c'est-à-dire auquel on parvient par la série de clés, sont mentionnés la localisation aux Baléares, l'endémicité s'il y a lieu ou bien des caractères particuliers remarquables. On notera aussi que souvent sont donnés les noms de genres ou espèces connus en Anglais, Espagnol, Allemand et Français.

Les planches couleurs sont destinées à aider un débutant : fleurs actinomorphes de type 5 à pétales mauves ou roses (pl. 1), d'une autre couleur (pl. 2), ou à 3, 4 ou 6-10 pétales (pl.3), ou apparemment à plus de 10 pétales (Composées, etc., pl.4), fleurs zygomorphes (pl. 5). La pl. 6 montre des plantes dont les structures florales sont difficiles à cerner (Aracées, Salicornes, Euphorbes, Posidonie, Sélaginelle, etc.), la pl. 7 illustre des types de fruits et graines (pour 70 espèces !) et la pl. 8 groupe quelques espèces cultivées. Glossaire morphologique illustré, bibliographie sommaire, liste des endémiques, index des noms de genres avec renvois multiples. Au total, un Manuel qui a su allier une démarche systématique à une approche plus empirique et qui peut permettre à tous de se familiariser avec les végétaux rencontrés aux Baléares.

G. Aymonin.

Achevé d'imprimer le 28 juillet 1989.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 24 mars 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 15 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 11 1989 N° 2

Avril-Juin 1989

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1989 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **11**, 1989, section B, *ADANSONIA*, n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

FLORET, J.-J., LOUIS, A. M. & REITSMA, J. M. — Un Microdesmis (Pandaceae) à dix étamines découvert en Afrique : M. afrodecandra sp. nov. 103
A Microdesmis (Pandaceae) with ten stamens discovered in Africa : M. afrodecandra sp. nov.

LOWRY, P. P., II. — A revision of Araliaceae from Vanuatu 117
Révision des Araliaceae du Vanuatu.

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXV 157
Contribution to the study of the orchids of Madagascar and the Mascarenes. XXV.

JEUNE, B. — Variabilité morphologique et morphogenèse des feuilles de Dicotylédones. 167
Morphological variability and morphogenesis of the leaves of the Dicotyledons.

THOMASSON, M. — Le xérophytisme dans le Sud malgache : essai typologique ... 185
Xerophytism in southern Madagascar : a typological essay.

GOLDBLATT, P. — Revision of the tropical African genus Zygotritonia (Iridaceae). 199
Révision du genre d'Afrique tropicale Zygotritonia (Iridaceae).

LEBRUN, J.-P. & STORK, A. L. — La véritable identité du Selinocarpus somalensis Chiov. (Nyctaginaceae) 213
The true identity of Selinocarpus somalensis Chiov. (Nyctaginaceae).

PLOUVIER, V. — Recherche et répartition du coniféroside, de la skimmine, d'hétérosides coumariniques voisins et de l'aspéruloside dans quelques groupes botaniques . 217
Study of the occurence and distribution of coniferin, skimmin, coumarinic heterosides and asperuloside in some plant groups.

MISSOURI BOTANICAL
NOV 28 1989
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 103-115.

Un *Microdesmis* (*Pandaceae*) à dix étamines découvert en Afrique : *M. afrodecandra sp. nov.*

J.-J. FLORET, A. M. LOUIS & J. M. REITSMA

Résumé : Description de *Microdesmis afrodecandra* du Gabon, nouvelle espèce à 10 étamines et anthères apiculées comme dans le subg. *Ganitrocarpus* Planch. d'Asie, mais filets du cycle interne soudés au pistillode. L'étude comparée montre que ses structures florales sont intermédiaires entre celles d'Asie et celles d'Afrique. Cette étude et celle d'un cas tératologique révèlent que le « pistil » des *Microdesmis* résulte de la fusion du gynécée et de l'androcée. Des hypothèses compréhensives des structures florales, de leurs dérivations et de la diversification du genre sont proposées.

Summary : A description of *Microdesmis afrodecandra*, a new species from Gaboon : 10-staminate flowers and apiculate anthers are comparable with the asiatic taxa (subg. *Ganitrocarpus* Planch.) although the alternisepal filaments are adnate with the pistillode. A comparative survey reveals some intermediate floral features between species as yet known from Africa (typical subgenus) and those from Asia. This survey and the observation of some teratological intersexual flowers suggests that the so-called pistil in both of the subgenera is morphologically heterogeneous resulting from the coalescence of the true gynecoeum with the androcoeum. Some comprehensive assumptions of the floral features, their derivations, and the evolution of the genus are given.

Jean-Jacques Floret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Adriaan Mels Louis, Herbier National, CENAREST, B.P. 842, Libreville, Gabon.
Jan Meindert Reitsma, Asterstraat 279, 6708 DT, Wageningen, Pays Bas.

Dès sa publication (1848), le genre *Microdesmis* Hook. f. ex Planch. fut divisé en deux sous-genres :

— le sous-genre-type caractérisé par un seul cycle d'étamines aux anthères mutiques, actuellement encore, n'est connu qu'en Afrique ;

— le sous-genre *Ganitrocarpus* Planch. avec deux cycles d'étamines à anthères apiculées, demeure asiatique.

La séparation géographique des deux sous-genres paraît acquise, et l'unité du genre est attestée par la structure de la fleur femelle, du fruit, de la graine et de l'embryon.

L'espèce que nous décrivons ici possède 10 étamines à anthères apiculées contrairement à toutes celles connues d'Afrique. LOUIS et REITSMA, les premiers à avoir constaté ce fait sur leurs récoltes à l'Herbier National de Libreville et conscients de son intérêt, ont envoyé leur matériel et leurs observations de terrain à Paris, où il a été analysé et comparé par FLORET. Cette

collaboration est à porter au crédit de l'Herbier National créé par le Gabon en 1983 : en peu d'années, il est parvenu à un niveau d'efficacité internationalement considéré par les institutions qui se consacrent à la Botanique fondamentale ou appliquée. Nous remercions l'Herbier de Wageningen pour le prêt de ses doubles ainsi que le New York Botanical Garden (NY), initiateur du programme de coopération pour l'étude comparée des forêts denses africaines et américaines auquel collaborent activement le Gabon (LBV) et la Hollande (WAG).

Microdesmis (subg. *Ganitrocarpus*) **afrodecandra** Floret, Louis & Reitsma, *sp. nov.* — Fig. 1.

Arbor dioica ad 23 m in altitudinem aequans, ramulis appresse pilosis mox glabris, foliis glabris 4-8-nervatis, 3-24 × 1,5-9 cm, stipulis 1 mm acutis perstantibus. Flores in glomerulos axillares aggregati, calycis aestivatione quinconciale, corollae illa imbricata. Flos masculinus, staminibus 10, aliis 5 sepalis oppositis introrsis liberis, aliis 5 petalis oppositis latrextrorsis a filamentis ad pistillodium adnatis, corporibus obconicis parvis 10, cum staminibus aequabiliter alternis. Flos femineus, disco crasso gynecoei basin circumdante, hoc atrato ovoideo triloculari, stigmatibus 3 bifidis plumosis. Fructus globosus, diam. 6-8 mm, endocarpio profunde sigillato triloculari, calyce discoque perstantibus. Semen 1 in quoque loculo late deltoideo campylotropo, albumine copioso. Embryo cotyledonibus tenuibus oblongis.

A speciebus omnibus ceteris, floris masculi corporibus 10 interstaminalibus et pistillodio clavato item floris feminei disco sub fructu perstanti, differt.

TYPE : *Reitsma 2512*, Gabon, Oveng 25 km OSO de Mitsic, 0°44′ N-11°22′ E, fl. & bout. flor., 6.11.1986 (holo-, LBV ; iso-, NY, P, WAG).

Arbre dioïque ; le plus haut atteint 23 m avec un fût droit et élancé long de 12 m et un diamètre de 23 cm, avec de faibles empattements à la base ; les sujets dépassant 12 m sont peu fréquents et le plus petit observé en fleurs ne dépasse pas 3 m ; rhytidome lisse brun-grisâtre ± foncé, tranche épaisse (2-5 mm), cassante, granuleuse, jaune brunâtre clair, peu adhérente à l'aubier ; houppier souvent plus haut que large dont le recouvrement au sol peut atteindre 8 m de largeur. Maîtresses-branches presque perpendiculaires au tronc, lâchement ramifiées. Rameaux plagiotropes décombants aux extrémités, les plus jeunes, couverts de poils apprimés ascendants courts, devenant rapidement glabres et noirâtres (sur le sec) ; après l'aoûtement, les rameaux présentent des alignements longitudinaux réguliers de lenticelles bilabiées croisés çà et là par de longues lenticelles très fines. Les stipules, longues de 1 mm, deltoïdes aiguës et pubescentes, persistent sur les rameaux aoûtés, parfois dissimulées par les bractées du glomérule. Les pétioles, pubescents, rapidement glabres et noirs, ridés longitudinalement, longs de 4-17 mm, sont profondément canaliculés à la face supérieure. Le limbe, glabre sur ses deux faces (quelques poils à la face inférieure de la nervure médiane), a des dimensions très variables à l'état adulte : sur un même spécimen (*Louis et al. 1372*), on a mesuré des écarts tels que 2,8-24 × 1,4-9 cm. La texture du limbe est aussi variable, de finement papyracée à subcoriace ; de même, la couleur de séchage varie du gris vert très clair à très foncé pour la face supérieure et de vert olivâtre à brun rougeâtre pour la face inférieure. La forme du limbe le plus souvent elliptique est parfois obovée et plus rarement ovée ; l'acumen moyen, peu à bien marqué, est terminé par un léger dépassement de la nervure centrale ; la base, largement aiguë, est le plus souvent dissymétrique comme chez les autres espèces. La nervure médiane incurvée dans la région acuminale est déprimée à la face supérieure et très saillante et souvent rougeâtre à la face inférieure ; les nervure II, 4-8 paires (selon la longueur du limbe) sont relativement fines et très ascendantes près de la marge, où elles décroissent en arceaux de plus en plus fins

(camptodromie) alors que dans le tiers supérieur, elles forment des boucles nettes (brochidodromie) ; les nervure III, par leur force et leur parallélisme se distinguent nettement du réseau visible seulement à la face inférieure.

Les inflorescences sont des glomérules axillaires présents sur les rameaux aoûtés ou en voie d'aoûtement ; les bractées et les bractéoles, pubescentes sur leur face externe, ne dépassent pas 0,5 mm ; elles axillent de nombreux boutons, dont seulement 2 à 4 sont développés par aisselle ; la disposition des différents éléments montre qu'il s'agit d'un véritable glomérule (cyme contractée) et c'est le cas de tous les *Microdesmis* que nous avons observés ; en outre, des inflorescences modifiées en « balais de sorcière » (sur plusieurs spécimens rapportés à *M. puberula*) sont des cymes. Les glomérules sont portés sur des rameaux plagiotropes et leur plan de symétrie ne coïncide pas avec celui de l'aisselle, si bien que les fleurs des deux sexes émergent de la face supérieure du rameau ; ainsi, l'ostentation des étamines comme celle des fruits est dirigée vers le haut ; ceci, particulièrement net chez notre espèce, prévaut à des degrés divers chez la plupart des autres représentants (Afrique et Asie).

La dioécie met le taxonomiste devant la question classique : les individus de sexes différents appartiennent-ils à la même espèce ? Les récoltes et les observations (*Reitsma 847, 1464, 2512* : ♂ et *1204, 1229, 2231* : ♀) ont contribué à une solution satisfaisante de ce problème en procurant à l'étude comparée un matériel des deux sexes récoltés dans le même peuplement.

Comme chez toutes les autres espèces, les boutons sont « ouverts » : la corolle dépasse longuement le calice. Celui-ci a 5 sépales longs de 1 mm, largement ovales et pubescents sur la face externe ; bien que le calice soit « ouvert », les recouvrements des sépales sont visibles dans les angles et caractérisent une préfloraison quinconciale ; le réceptacle et le calice forment une cupule dont la base courtement stipitée s'articule avec un pédicelle < à 1 mm. La forme de la corolle diffère selon le sexe : celle du bouton ♂ est sphérique alors que celle du bouton ♀ est conique, parfois légèrement acuminée. Dans le bouton ♂, toutes les pièces ont atteint leur taille définitive, sauf les filets et la base rétrécie du pistillode, dont l'allongement se poursuit pendant et après l'anthèse. Dans le bouton ♀, le pistil et le disque atteignent presque leur taille définitive mais les stigmates sont invisibles car ils n'ont pas encore émergé de la dépression apicale du pistil.

La fleur ♂ atteint une hauteur totale de 3,5-4,5 mm. Les sépales, largement étalés, découvrent la base des pétales ; ceux-ci très concaves et légèrement cuculés au sommet à l'ouverture, deviennent presque plats, obovés à oblongs de 2-3 mm, pubérulents sur la face externe, au sommet et sur les marges recouvrantes, glabres sur la face interne et sur les marges recouvertes ; ils s'écartent et tombent séparément. L'androcée comprend deux cycles d'étamines. Le cycle opposé aux sépales présente 5 étamines libres hautes de 2,5-3 mm ; les filets fusiformes portent des anthères orbiculaires de 0,5 mm dont le connectif, terminé par un apicule arrondi, porte 4 sacs polliniques à déhiscence introrse : les sacs latéraux sont plus développés que les sacs médians. Le cycle opposé aux pétales a 5 étamines dont les anthères, aussi développées que les précédentes, s'insèrent directement à la base de la partie élargie du pistillode ; leur connectif, prolongé par un apicule triangulaire aigu, beaucoup plus long que celui des anthères de l'autre cycle et concave du côté adaxial, porte 4 sacs polliniques : les deux médians sont nettement plus développés que les latéraux et la déhiscence est latrextrorse ; ces anthères paraissent avoir subi une inversion de face. Le pistillode haut de 3-4 mm est claviforme : sa partie supérieure renflée est sculptée par les empreintes des anthères (sacs

polliniques et apicules); nettes dans le bouton, elles s'altèrent avec l'âge. Les 5 insertions des anthères à la base de la partie supérieure du pistillode sont l'aboutissement des 5 côtes longitudinales de la partie inférieure de celui-ci; ces côtes sont manifestement les filets soudés des étamines opposées aux pétales; sur les vieilles fleurs, le pistillode et les étamines libres peuvent atteindre 5 mm : l'accrescence affecte surtout la partie inférieure du pistillode et les filets des deux cycles. Entre le pistillode et les filets libres, 10 organes obtriédriques incurvés vers l'axe floral, occupent tout l'espace disponible; leur hauteur atteint presque 1 mm; ils portent au sommet une dépression entourée de petites bosses et pourvue de quelques poils; une de leur face radiale est creusée d'une gouttière occupée par le filet libre opposé au sépale tandis que l'autre face en direction du pétale est plane; l'arête interne et celle du corps adjacent logent dans l'une des 5 cannelures du pistillode située entre deux filets soudés du cycle interne; par leur position et leur forme creuse, ces corps font penser à des nectaires mais les observations *in vivo* manquent pour pouvoir l'affirmer. La fleur ♂ porte ainsi trois excellents caractères taxonomiques : les filets soudés du cycle interne, le pistillode claviforme et la présence de ces 10 corps interstaminaux; aucune des autres espèces ne les possède.

Les sépales de la fleur ♀ demeurent dressés après l'anthèse et ne s'étalent horizontalement que sous le fruit. La corolle ne s'ouvre pas, elle tombe d'un seul bloc; les pétales sont plus élancés, ovés oblongs étroitement arrondis au sommet. Le pistil découvert par la chute de la corolle est un organe noirâtre ovoïde coiffé d'une aréole plus claire divisée par une fente bordée d'une dizaine de petites bosses de laquelle sortent 3 stigmates noirs : chacun est formé de deux branches laciniées sur les bords; ils couvrent le sommet de ce pistil apparemment dépourvu de style; sa base, brusquement et courtement stipitée, est cachée par un disque charnu : l'aspect de cet organe (tout à fait insolite dans le genre) vu de l'extérieur, est très comparable à celui des corps interstaminaux de la fleur. En coupe longitudinale, les loges ovariennes sont situées juste au-dessus de la base stipitée (gynophore); elles sont entourées d'une mince couche blanchâtre qui se poursuit vers le haut en une colonne centrale évasée et creusée en entonnoir à son extrémité, dans laquelle s'insèrent les stigmates.. Cette partie centrale est noyée dans un tissu plus sombre très épais qui, à lui seul constitue la majeure partie de ce pistil. Les 3 loges contiennent chacune un seul ovule de forme lenticulaire en placentation apicale.

Le fruit est une drupe sphérique de 6-8 mm de diamètre, noire lisse et glabre surmontée d'une courte pointe acuminée fendue au sommet d'où sortent les restes des stigmates; à l'état sec, la drupe, 5-6 mm de diamètre, est fortement bosselée. Le calice est persistant au sommet d'un pédicelle constitué surtout par l'accrescence de la base stipitée du réceptacle. Entre le fruit et le calice, on peut voir les vestiges du disque sous la forme de très petites pièces noirâtres; ceci constitue un excellent caractère taxonomique qui permet de reconnaître l'espèce avec le seul fruit. L'épicarpe noir recouvre un mésocarpe fibro-spongieux; l'endocarpe, très dur, est sculpté de profonds reliefs en bâtonnets parfois aplatis en palettes planes ou creusées en gouttière; il se fragmente en 3 coques (déhiscence septicide) contenant chacune une graine souvent vide ou mal formée. La graine développée a la forme d'une lentille largement triangulaire, 2 × 2 mm, plus fortement convexe sur sa face interne; en vue externe, la cicatrice du funicule est à droite du sommet et le micropyle à l'angle basal gauche; le testa brun clair lisse et fin recouvre un albumen jaunâtre abondant. L'embryon, long de 1,5 mm, est parallèle à la base de la graine : cotylédons oblongs, fins, sans nervures, étroitement appliqués dans un plan vertical; radicule 3-4 fois plus courte que les cotylédons. La graine est campylotrope.

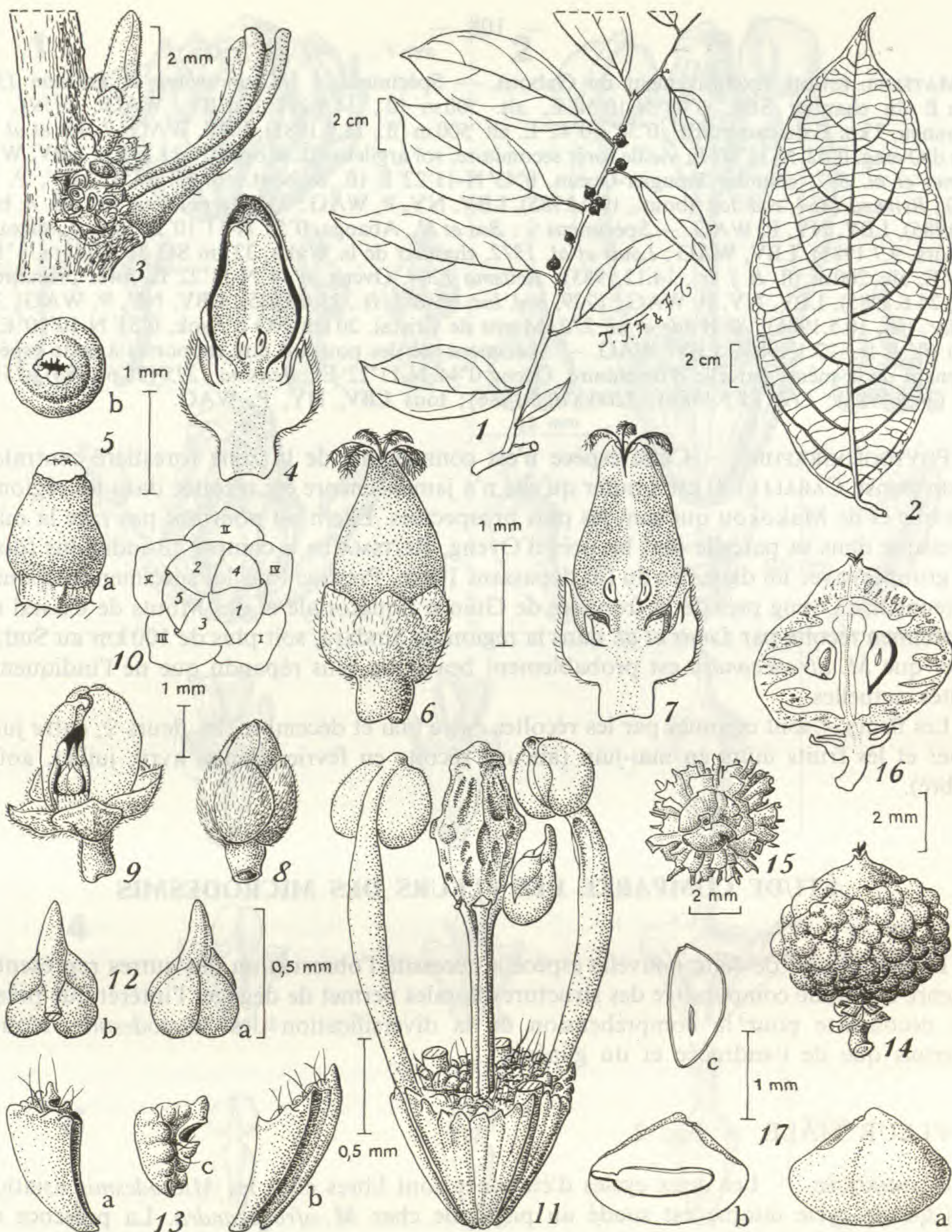


Fig. 1. — **Microdesmis afrodecandra** Floret, Louis & Reitsma : **1,** rameau fructifère ; **2,** feuille, face inf. ; **3,** glomérule axillaire et bouton ♀ ; **4,** bouton ♀, coupe long. ; **5,** pistil jeune avec le disque : a, vue lat. et b, apex ; fleur ♀ sans la corolle ; **7,** *idem* en coupe long. ; **8,** bouton ♂ ; **9,** fleur ♂, début d'anthèse (un pétale enlevé) ; **10,** schéma de préfloraison ♂ en vue apicale : I-V, sépales et 1-5, pétales ; **11,** pistillode, androcée *p.p.* et corps interstaminaux ; **12,** anthères oppos.-pét. : a, ext. et b, int. ; **13,** corps interstaminal : a, côté oppos.-pét., b, côté oppos.-sép. et c, vue apicale ; **14,** fruit sec ; **15,** endocarpe en vue apicale ; **16,** fruit humidifié en coupe long. ; **17,** graine : a, face int., b, coupe long. avec l'embryon et c, coupe trans. (1, 2, *Louis et al. 1372* ; 3-7, *de Wilde et al. 270* ; 8-13, *Reitsma 2512* ; 14-17, *Reitsma 1204*).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (exclusivement du Gabon). — Spécimens ♂ : *Leeuwenberg & Persoon 13528*, 40 km E du chantier SEF, 0°48′ N-10°50′ E, alt. 500 m (fl., 14.9.1985), LBV, WAG ; *13594*, S de Médouneu, 7 km E du camp SEF, 0°50′-10°42′ E, alt. 500 m (fl., 18.9.1985), LBV, WAG ; *Louis et al. 375*, Forêt d'Oveng, 0°42′ N-11°40′ E, vieille forêt secondaire, sol argileux (fl. & bout., 5.11.1983), LBV, WAG ; *Reitsma et al. 847*, chantier Rougier-Océan, 0°43′ N-11°22′ E (fl. & bout., 16.15.1985), LBV, P, NY, WAG ; *Reitsma 1464*, *eod. loc.* (bout., 19.9.1985), LBV, NY, P, WAG ; *2512* (type), *eod. loc.*, (fl. & bout., 6.11.1985), LBV, NY, P, WAG. — Spécimens ♀ : *Bos et al.*, Abanga, 0°50′ N-11°10′ E, forêt à Aucoumea (fr. mûrs, 9.7.1985), LBV, WAG ; *Louis et al. 1372*, chantier de la Waka, 32 km SO de Sindara, 1°14′ S-10°53′ E, alt. 200 m (fl. & j. fr., 14.12.1983) ; *Reitsma 1204*, Oveng, 0°44′ N-11°22′ E, forêt primaire (fr. mûrs, 24.6.1985), LBV, NY, P, WAG ; *1229*, *eod. loc.* (fl. & j. fr., 25.6.1985), LBV, NY, P, WAG ; *2231*, *eod. loc.* (fr., 10.5.1986) ; *de Wilde et al. 270*, Monts de Cristal, 20 km NO d'Asok, 0°53′ N-10°10′ E, alt. 610 m (fl. & fr., 27.1.1983), LBV, WAG. — Spécimens stériles pouvant être rapportés à cette espèce et provenant de la même parcelle d'inventaire, Oveng 0°44′ N-11°22′ E : *Reitsma 1235* (25.6.1985) ; *1578* et *1579* (24.9.1985) ; *2178* (8.5.1986) ; *2200* (10.5.1986) ; tous LBV, NY, P, WAG.

PHYTOGÉOGRAPHIE. — Cette espèce n'est connue que de la zone forestière centrale du Gabon (sensu CABALLÉ). Il est à noter qu'elle n'a jamais encore été récoltée dans les régions de Libreville et de Makokou qui sont les plus prospectées. Elle n'est pourtant pas rare là où elle vit puisque dans sa parcelle de 1 ha près d'Oveng, REITSMA en a compté 13 individus (dont 4 sont groupés) avec un diamètre du fût dépassant 10 cm. Presque tous les spécimens disponibles proviennent d'Oveng près de la frontière de Guinée Equatoriale et des Monts de Cristal mais un spécimen récolté par *Louis et al.* dans la région de Sindara, soit plus de 100 km au Sud, fait penser que *M. afrodecandra* est probablement beaucoup plus répandu que ne l'indiquent les récoltes actuelles.

Les fleurs ♂ sont connues par les récoltes entre mai et décembre, les fleurs ♀, entre juin et janvier et les fruits mûrs en mai-juin (aucune récolte en février, mars, avril, juillet, août et octobre).

ÉTUDE COMPARÉE DES FLEURS DES MICRODESMIS

La description de cette nouvelle espèce a nécessité l'observation des autres représentants du genre et l'étude comparative des structures florales permet de dégager l'intérêt que présente cette découverte pour la compréhension de la diversification des *Microdesmis*. Nous ne traiterons que de l'androcée et du gynécée.

LA FLEUR MÂLE. — Fig. 2.

L'ANDROCÉE. — Les deux cycles d'étamines sont libres chez les *Microdesmis* asiatiques, alors que le cycle interne est soudé au pistillode chez *M. afrodecandra*. La présence et la différentiation des apicules respectifs de chaque cycle sont communes à ces deux groupes. Au niveau des anthères, la seule différence paraît résider dans la grosseur relative des sacs médians et des sacs latéraux, et dans la déhiscence. Les *Microdesmis* typiques se distinguent des précédents sur trois points : ils ont perdu le cycle interne, leurs anthères sont mutiques et les filets du cycle restant sont élargis par 2 expansions latéro-ventrales, dont l'importance et la forme varient selon l'espèce.

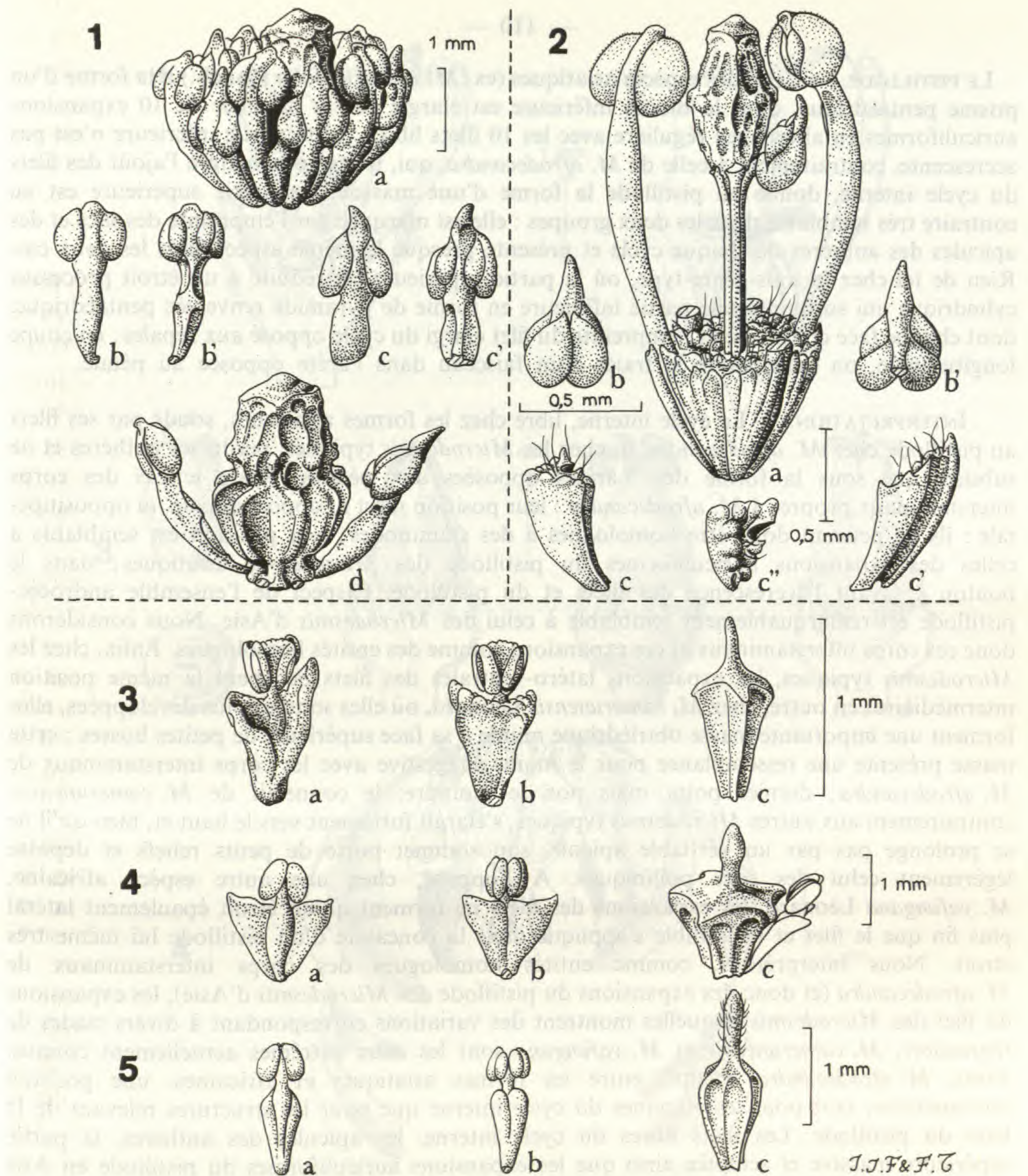


Fig. 2. — Androcée et pistillode dans le genre **Microdesmis** Hook. f. ex Planch. **1, M. caseariaefolia** Planch. : a, vue d'ensemble ; b, étamine du cycle oppos.-sép., face ext. et b', face int. ; c, *idem* oppos.-pét., face ext. et c', face int. **2, M. afrodecandra** Floret, Louis & Reitsma : a, vue d'ensemble (ablation des étamines sauf trois); b, anthère du cycle oppos.-pét., vue ext. et b', vue int. ; c, corps interstaminal, côté oppos.-pét., c', côté oppos.-sép. et c", vue apicale. **3, M. camerunensis** Léonard : a, étamine vue int. et b, vue ext., c, pistillode. **4, M. puberula** Hook. f. ex Planch. : a, *idem* et b, *idem*, c, *idem*. **5, M. yafungana** Léonard : a, *idem* et b, *idem*, c, *idem*. (1, *Kerr 18904* ; 2, *Reitsma 2512* ; 3, *Dinklage 235* ; 4, *Descoings 9422* ; 5, *Gilbert 2155*).

LE PISTILLODE. — Celui des espèces asiatiques (ex. *M. caseariaefolia* Planch.) a la forme d'un prisme pentaédrique, dont la moitié inférieure est élargie par la présence de 10 expansions auriculiformes en alternance régulière avec les 10 filets libres; cette partie inférieure n'est pas accrescente, contrairement à celle de *M. afrodecandra*, qui, très étroite malgré l'ajoût des filets du cycle interne, donne au pistillode la forme d'une massue. La partie supérieure est au contraire très semblable dans les deux groupes : elle est marquée par l'empreinte des sacs et des apicules des anthères de chaque cycle et présente presque le même aspect dans les deux cas. Rien de tel chez le sous-genre-type, où la partie supérieure est réduite à un étroit processus cylindrique qui surmonte une partie inférieure en forme de pyramide renversée pentaédrique, dont chaque face creuse reçoit l'empreinte du filet élargi du cycle opposé aux sépales; en coupe longitudinale, on peut suivre le trajet d'un faisceau dans l'arête opposée au pétale.

INTERPRÉTATION. — Le cycle interne, libre chez les formes asiatiques, soudé par ses filets au pistillode chez *M. afrodecandra*, a, chez les *Microdesmis* typiques, perdu ses anthères et ne subsiste que sous la forme des 5 arêtes opposées aux pétales. Reste le cas des corps interstaminaux propres à *M. afrodecandra* : leur position n'est ni oppositisépale, ni oppositipétale : ils ne peuvent donc être homologués à des staminodes; leur position est semblable à celles des expansions auriculiformes du pistillode des *Microdesmis* asiatiques; dans le bouton ♂, avant l'accrescence des filets et du pistillode, l'aspect de l'ensemble androcée-pistillode est remarquablement semblable à celui des *Microdesmis* d'Asie. Nous considérons donc ces corps interstaminaux et ces expansions comme des entités homologues. Enfin, chez les *Microdesmis* typiques, les expansions latéro-ventrales des filets occupent la même position intermédiaire; en outre, chez *M. camerunensis* Léonard, où elles sont les plus développées, elles forment une importante masse obtriédrique munie à sa face supérieure de petites bosses : cette masse présente une ressemblance pour le moins suggestive avec les corps interstaminaux de *M. afrodecandra*; dernier point mais non le moindre, le connectif de *M. camerunensis*, contrairement aux autres *Microdesmis* typiques, s'élargit fortement vers le haut et, bien qu'il ne se prolonge pas par un véritable apicule, son sommet porte de petits reliefs et dépasse légèrement celui des sacs polliniques. A l'opposé, chez une autre espèce africaine, *M. yafungana* Léonard, les expansions des filets ne forment qu'un étroit épaulement latéral plus fin que le filet et l'ensemble s'applique dans la concavité d'un pistillode lui même très étroit. Nous interprétons, comme entités homologues des corps interstaminaux de *M. afrodecandra* (et donc des expansions du pistillode des *Microdesmis* d'Asie), les expansions du filet des *Microdesmis* lesquelles montrent des variations correspondant à divers stades de régression; *M. camerunensis* et *M. yafungana* sont les deux extrêmes actuellement connus. Ainsi, *M. afrodecandra* occupe, entre les formes asiatiques et africaines, une position intermédiaire, tant pour les étamines du cycle interne que pour les structures relevant de la base du pistillode. Les filets libres du cycle interne, les apicules des anthères, la partie supérieure massive et sculptée ainsi que les expansions auriculiformes du pistillode en Asie correspondent à des états de caractères plésiomorphes. La soudure des filets de ce cycle au pistillode et les corps interstaminaux libres de *M. afrodecandra* représentent un premier état de dérivation. La disparition des anthères et des soudures visibles des filets du cycle interne, celle des apicules du cycle externe et la coalescence des corps interstaminaux avec les filets de ce cycle, figurent un deuxième état de dérivation réalisé chez les *Microdesmis* typiques, chez lesquels s'observent divers stades de régression du connectif, des expansions latéroventrales du

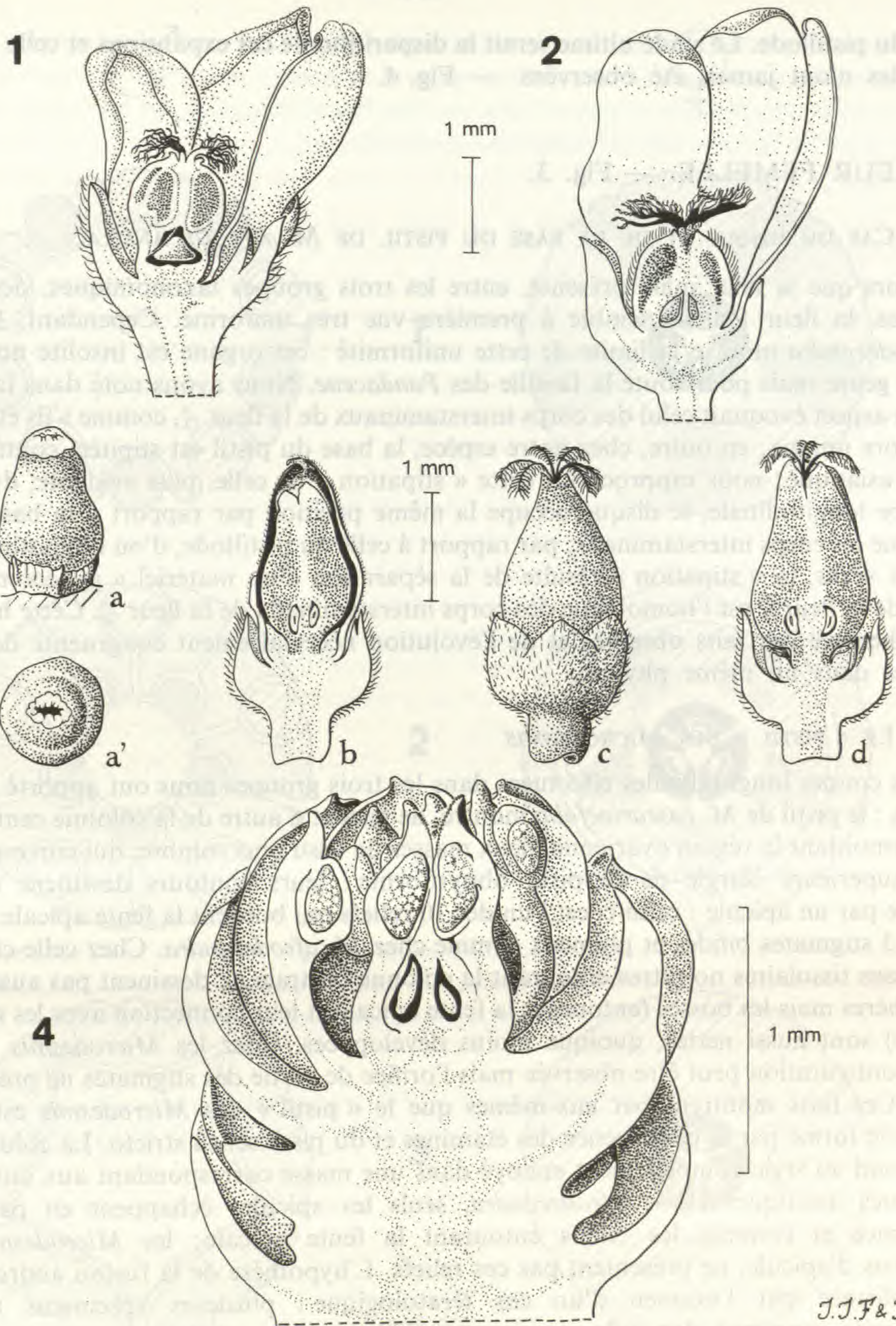


Fig. 3. — Le pistil dans le genre **Microdesmis** Hook. f. ex Planch. **1, M. caseariaefolia** Planch. : fleur ♀ en coupe long. **2, M. yafungana** Léonard : *idem*. **3, M. afrodecandra** Floret, Louis & Reitsma : a, pistil jeune et disque et a', pistil en vue apicale ; b, bouton ♀ en coupe long. ; c, fleur ♀ après chute de la corolle ; d, *idem* en coupe longitudinale. **4, M. puberula** Hook. f. ex Planch. : coupe longitudinale de la fleur intersexuée d'une inflorescence en « balais de sorcière », montrant les étamines et le pistil incomplètement soudés. (1, *Tsang 29805* ; 2, *Bequaert 2468* ; 3, *de Wilde et al. 270* ; 4, *Descoings 8848*).

filet et du pistillode. Le stade ultime serait la disparition de ces expansions et celle du pistillode mais elles n'ont jamais été observées. — Fig. 4.

LA FLEUR FEMELLE. — Fig. 3.

1. Cas du disque et de la base du pistil de *M. afrodecandra*.

Alors que la fleur mâle présente, entre les trois groupes taxonomiques, des différences évidentes, la fleur femelle semble à première vue très uniforme. Cependant, le disque de *M. afrodecandra* montre la limite de cette uniformité : cet organe est insolite non seulement pour le genre mais pour toute la famille des *Pandaceae*. Nous avons noté dans la description que son aspect évoquait celui des corps interstaminaux de la fleur ♂, comme s'ils étaient soudés en un tore unique; en outre, chez notre espèce, la base du pistil est stipitée, contrairement au groupe asiatique; nous rapprochons cette « stipation » de celle, plus évidente, du pistillode : en coupe longitudinale, le disque occupe la même position par rapport à la base stipitée du pistil, que les corps interstaminaux, par rapport à celle du pistillode, d'où l'hypothèse que, chez les deux sexes, la « stipation » résulte de la séparation d'un matériel « gynécéen » et que le disque de la fleur ♀ est l'homologue des corps interstaminaux de la fleur ♂. Cette hypothèse est compréhensive des faits observés et de l'évolution nécessairement congruente des structures sexuelles dans un même phylum.

2. Le « pistil » des *Microdesmis*.

Les coupes longitudinales effectuées dans les trois groupes nous ont apporté les éléments suivants : le pistil de *M. caseariaefolia* montre, de part et d'autre de la colonne centrale de tissu clair surmontant la région ovarienne, deux masses de tissu plus sombre, qui correspondent à la partie supérieure élargie de ce pistil obpyriforme : leurs contours dessinent une anthère terminée par un apicule : celui-ci est l'un des 10 reliefs qui bordent la fente apicale par laquelle sortent 3 stigmates bifides et plumeux comme chez *M. afrodecandra*. Chez celle-ci, le contour des masses tissulaires noirâtres entourant la colonne centrale ne dessinent pas aussi nettement des anthères mais les bosses (entourant la fente apicale et leur connection avec les masses sous-jacentes) sont aussi nettes, quoique moins développées. Chez les *Microdesmis* typiques, la même configuration peut être observée mais l'orifice de sortie des stigmates ne présente pas de reliefs. Ces faits montrent par eux-mêmes que le « pistil » des *Microdesmis* est un organe composite formé par la coalescence des étamines et du pistil sensu stricto. La colonne centrale correspond au style complètement ennoyé dans une masse correspondant aux anthères : chez les formes asiatiques et *M. afrodecandra*, seuls les apicules échappent en partie à cette coalescence et forment les reliefs entourant la fente apicale; les *Microdesmis* typiques dépourvus d'apicule, ne présentent pas ces reliefs. L'hypothèse de la fusion androcée-gynécée est confirmée par l'examen d'un cas tératologique : plusieurs spécimens rapportés à *M. puberula* montrent des inflorescences transformées en « balais de sorcière » : celles-ci portent à l'extrémité d'un petit nombre de leurs nombreuses ramifications quelques appareils floraux monstrueux marqués par une multiplication anarchique des pièces du périanthe, des étamines nombreuses plus ou moins bien conformées; les plus internes sont soudées par leur filets, sur une hauteur variable, à un organe central dont la base montre des loges contenant un

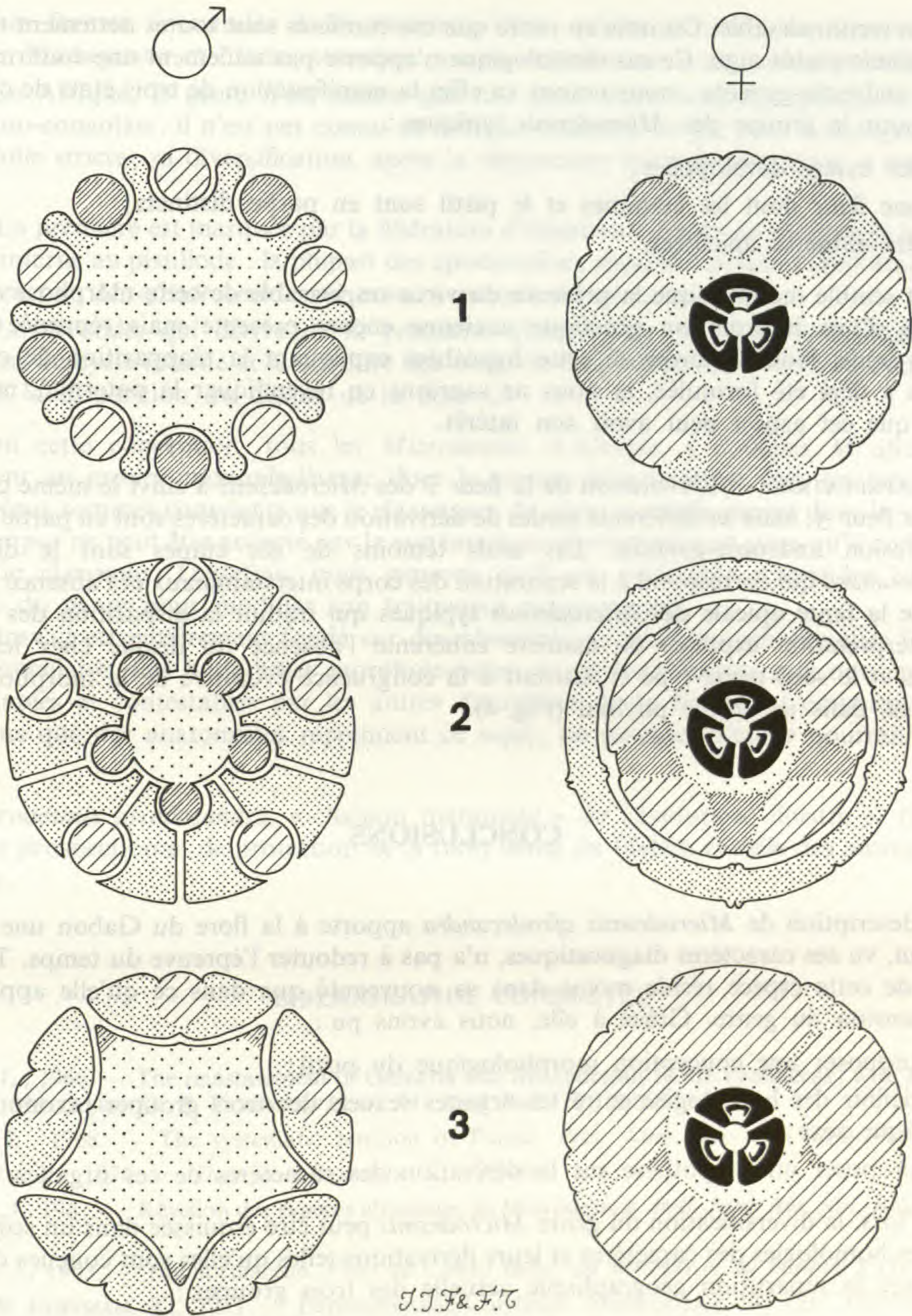


Fig. 4. — Organisation comparée des sexes dans le genre **Microdesmis** (diagrammes) : **1,** espèces asiatiques ; **2, M. afrodecandra** Floret, Louis & Reitsma ; **3,** subg. **Microdesmis**. (Symboles signalant l'appartenance morphologique : hâchures espacées = cycle staminal ext. ; hâchures serrées = cycle staminal int. ; pointillés = gynécée).

ovule bien reconnaissable. On note en outre que ces étamines sont toutes nettement terminées par un apicule plutôt aigu. Ce cas tératologique n'apporte pas seulement une confirmation de la fusion androcée-gynécée : nous notons en effet la manifestation de trois états de caractères anciens pour le groupe des *Microdesmis* typiques :

— des cymes développées ;

— une fleur dont les étamines et le pistil sont en partie distincts ;

— des anthères apiculées.

Tout semble indiquer que la présence du virus responsable de cette morphose annule la répression d'une information génétique ancienne encore présente mais réprimée chez les individus sains. Nous ignorons si cette hypothèse expliquant la réapparition de caractères ataviques a déjà été formulée, et nous ne saurions en revendiquer la paternité, mais nous pensons que cet aspect peut avoir son intérêt.

INTERPRÉTATION. — L'évolution de la fleur ♀ des *Microdesmis* a suivi le même cours que celui de la fleur ♂, mais les différents stades de dérivation des caractères sont en partie masqués par la fusion androcée-gynécée. Les seuls témoins de ces étapes sont le disque de *M. afrodecandra* qui correspond à la séparation des corps interstaminaux et l'absence de reliefs autour de la fente apicale des *Microdesmis* typiques qui traduit la disparition des apicules. Cette interprétation explique de manière cohérente l'absence du disque chez les formes asiatiques et le sous-genre-type et satisfait à la congruence évolutive de la morphologie des deux sexes, dans un même phylum (Fig. 4).

CONCLUSIONS

La description de *Microdesmis afrodecandra* apporte à la flore du Gabon une nouvelle espèce qui, vu ses caractères diagnostiques, n'a pas à redouter l'épreuve du temps. Toutefois, l'intérêt de cette espèce réside moins dans sa nouveauté que dans ce qu'elle apporte à la compréhension du genre. Grâce à elle, nous avons pu :

— proposer une conception morphologique du pistil ;

— définir des homologies entre les organes sexuels des trois groupes taxonomiques et pour chaque sexe ;

— proposer une hypothèse sur la dérivation des caractères de ces organes.

Dès lors, la diversification du genre *Microdesmis* peut être esquissée dans un scénario qui intègre les homologies des caractères et leurs dérivations telles qu'elles sont conçues dans cette étude, avec la répartition géographique actuelle des trois groupes :

1. Le genre est issu d'un groupe monoïque par fusion progressive du pistil et de l'androcée pour les fleurs ♀ et stérilisation du pistil pour les fleurs ♂.

2. Les formes ancestrales du genre ont possédé des cymes développées ; les glomérules des formes actuelles en procèdent par la réduction progressive des axes.

3. Les formes ancestrales à 10 étamines libres existaient avant la séparation entre l'Afrique, Madagascar et l'Inde ; toutefois, aucun représentant n'est connu de Madagascar.

4. En Afrique, le genre n'est connu que des deux blocs forestiers guinéo-éburnéen et camerouno-congolais ; il n'est pas connu en Afrique orientale, ce qui peut s'expliquer par son ombrophilie stricte ; sa diversification, après la disjonction évoquée plus haut, a connu deux étapes :

— La première est marquée par la libération d'éléments à partir du gynécée et la soudure du cycle interne au pistillode : la plupart des apomorphies apparues pendant cette étape ont été conservées par *M. afrodecandra* qui nous a permis de les connaître.

— La seconde, qui dérive de la première, aboutit aux *Microdesmis* typiques par la disparition du cycle interne et la soudure des corps interstaminaux aux filets du cycle externe ainsi que la disparition du disque de la fleur ♀.

Selon cette conception, tous les *Microdesmis* d'Afrique, y compris *M. afrodecandra* constituent un groupe monophylétique dont le groupe-frère contient tous les représentants d'Asie. Nous sommes conscients que le classement de notre nouvelle espèce dans le sous-genre *Ganitrocarpus* ne peut être accepté par la systématique phylogénétique alors qu'il convient à la taxonomie classique. Toutefois, nous pensons qu'il est préférable d'attendre la révision complète du genre pour modifier son traitement taxonomique.

Ce travail est entièrement fondé sur des observations macromorphologiques faites à la loupe binoculaire. Les hypothèses morphologiques et phylogénétiques que nous proposons sont testables et contestables par les autres disciplines de la Biologie Comparative. Nous souhaitons que des anatomistes reprennent ce sujet ; un matériel d'étude pourrait leur être fourni.

Microdesmis afrodecandra, « chaînon manquant » de l'évolution, illustre et justifie les efforts de prospection et de protection de la forêt dense du Gabon et celle des autres contrées du globe.

BIBLIOGRAPHIE CONSULTÉE

FORMAN, L., 1966. — The reinstatement of Galearia and Microdesmis in the Pandaceae ; with appendices by METCALFE, C. & PARAMESWARAN, N. *Kew Bull.* 20 : 309-331.

FORMAN, L., 1968. — The systematic position of Panda. *Proc. Linn. Soc.* 179 : 269-270.

GAGNEPAIN, F., 1926. — *Flore de l'Indochine* 5 : 458-460.

LÉONARD, J., 1961. — Révision des espèces africaines de Microdesmis. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 31 : 155-197.

LÉONARD, J., 1963. — Euphorbiaceae. *Flore du Congo Belge, du Rwanda et du Burundi* 8 (1) : 102-115.

PAX, F. & HOFFMAN, K., 1911 — Euphorbiaceae-Cluytieae. *Pflanzenreich* 147 (3) : 105-108.

PLANCHON, J. E., 1848. — Microdesmis puberula Hook. fil. mss. *Hooker's Icones Plantarum* 8 (2) : tab. 758.

VILLIERS, J.-F., 1973. — Pandacées. *Flore du Gabon* 22 : 14-30.

VILLIERS, J.-F., 1975. — Pandacées. *Flore du Cameroun* 19 : 42-58.

[illegible] formes ancestrales [illegible], [illegible] entre l'Afrique, Madagascar et l'Inde [illegible] Madagascar, [illegible] le genre [illegible] des deux blocs [illegible] camerouno-congolais, il n'est pas connu en Afrique orientale, ce qui peut s'expliquer par son ombrophilie stricte ; sa diversification, après la disjonction évoquée plus haut, a connu deux étapes :

— La première est marquée par la libération d'éléments à partir du gynécée et la soudure du cycle interne au périanthe ; la plupart des [illegible] présentent cette étape [illegible] par [illegible] des [illegible].

— La seconde qui dérive de la première [illegible] par la [illegible] et la [illegible] des [illegible] du cycle [illegible] que la [illegible] du disque de la fleur.

Selon cette conception, tous les [illegible] d'Afrique, [illegible] constituent un groupe monophylétique dont le groupe-frère [illegible] d'Asie. Nous sommes conscients que le [illegible] ne peut être accepté par la systématique [illegible] à la taxonomie classique. Toutefois, nous pensons qu'il est préférable d'attendre [illegible] complète du genre pour modifier son traitement taxonomique.

Ce travail est entièrement fondé sur des observations [illegible] loupe binoculaire. Les hypothèses morphologiques et phylogénétiques que nous [illegible] sont testables et contestables par les autres disciplines de la Biologie. [illegible] souhaitons que des anatomistes reprennent ce sujet ; un matériel d'étude [illegible].

[illegible] de l'[illegible]. [illegible] les efforts de prospection et de [illegible] du globe.

BIBLIOGRAPHIE [illegible]

[illegible], 19[illegible]. — The [illegible] of [illegible] and [illegible]. [illegible]

[illegible], 19[illegible]. — The [illegible] of [illegible]. [illegible]

[illegible]

[illegible] — Révision des [illegible] de [illegible].

[illegible]

[illegible] & [illegible], 19[illegible]. — [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 117-155.

A Revision of *Araliaceae* from Vanuatu

P. P. LOWRY II *

Summary : A taxonomic revision of *Araliaceae* from Vanuatu (formerly the New Hebrides) is presented in which 16 species are recognized in five genera. Twelve species are native, of which eight are endemic, while four frequently cultivated species of *Polyscias* are more likely introduced. The phytogeographic relationships of eight of the native taxa lie with species in New Caledonia, while two species are part of a northern component centered in the Solomon Islands and Malesia, and two more have their relatives in the east in Fiji and Samoa. Three species are described as new : *Schefflera cabalionii* Lowry, *S. vanuatua* Lowry, and *Polyscias schmidii* Lowry; four names are lectotypified.

Résumé : Une révision taxonomique des *Araliaceae* du Vanuatu (ex Nouvelles-Hébrides) est présentée; cinq genres et 16 espèces sont reconnus. Douze espèces sont indigènes, dont huit endémiques, tandis que quatre *Polyscias* sont probablement introduits, s'agissant d'espèces souvent cultivées. Huit des espèces indigènes manifestent des relations phytogéographiques avec des taxa néo-calédoniens; deux font partie d'un ensemble centré plus au nord dans la région des îles Salomon et en Malésie; deux autres sont apparentées à des éléments localisés plus à l'est, à Fidji et à Samoa. Trois nouvelles espèces sont décrites : *Schefflera cabalionii* Lowry, *S. vanuatua* Lowry, et *Polyscias schmidii* Lowry; quatre noms sont lectotypifiés.

Porter P. Lowry II, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.; and Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

This treatment of *Araliaceae* from Vanuatu (formerly the New Hebrides) has been prepared in the process of revising the family for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Together with several other papers (LOWRY, 1986*a*, 1986*b*, 1987, 1988, in press; LOWRY et al., 1986, 1989), the present work represents part of a more general study of Pacific *Araliaceae* aimed at providing taxonomic revisions and/or regional treatments to complement several works by other authors that have appeared in recent years (e.g., COX, 1985; SMITH, 1985).

Worldwide, *Araliaceae* comprise about 60 genera and 1500 species, primarily of trees and shrubs. The family occurs mostly in tropical and subtropical regions, with centers of high diversity and endemism in Malesia, Madagascar, and the northern Andes. They are also exceptionally rich and well represented in New Caledonia, where eight genera and 80 native species occur, 79 of which are strictly endemic. *Araliaceae* are also relatively diverse in Fiji,

* With the collaboration of Pierre CABALION, ORSTOM, 9, rue Suétone, 67200 Strasbourg, France.

where a total of 16 native species are known (all but one of which is endemic) in three genera (SMITH & STONE, 1968; SMITH, 1985).

The *Araliaceae* of Vanuatu comprise five genera and 16 species, 12 of which are clearly native. The remaining four species, all members of the genus *Polyscias*, are widely cultivated throughout the Pacific region, although their precise native origin is unknow. Of the 12 native taxa, a total of eight, or 67 %, are endemic to Vanuatu, a considerably higher rate than SCHMID's (1987) estimated average of 20 % for the ca. 900-950 species of angiosperms native to the archipelago.

The islands that make up Vanuatu extend over about 800 km, between about 13° S and 20° S, and together cover approximately 13,000 km². The group includes about 20 principal islands, the largest of which, Santo, covers nearly 3500 km². In the north, the Banks Islands are situated some 500 km from the Solomons, while the southernmost island, Aneityum, lies just over 200 km northeast of the Loyalty Islands and 350 km from Grande Terre, New Caledonia. The Fiji group is located about 650 km to the east of Vanuatu. Detailed information on many other aspects of the physical environment of Vanuatu are summarized by SCHMID (1987), who also presents an analysis of the evolution and relationships of the region's various floras.

The phytogeographic relationships of the native Vanuatu *Araliaceae* reflect the country's physical setting in the southwest Pacific, and clear affinities can be seen with each of the surrounding island groups. The strongest relationships are with New Caledonia, which is not only the closest land area to Vanuatu, but also has the largest and richest native flora in the region, both in general and with respect to *Araliaceae*. Four species from Vanuatu (*Meryta neo-ebudica, Schefflera tannae, S. actinostigma* and *Polyscias schmidii*) are clearly most closely related to New Caledonian elements. An additional four taxa are either endemic representatives on Vanuatu of somewhat more widespread groups that are centered on New Caledonia (*Schefflera neo-ebudica* and *S. vanuatua*, both with relatives also occurring on Fiji), or are relatively widespread species that appear to have evolved on New Caledonia and subsequently dispersed to Vanuatu and other areas (*Delarbrea paradoxa* subsp. *paradoxa* and *Polyscias cissodendron*).

By contrast, two *Araliaceae* endemic to Vanuatu are clearly part of a more northern element that shows affinities with the Solomon Islands and the Malesian region : *Osmoxylon orientale* and *Schefflera cabalionii*. The remaining two native species are part of a more eastern component, and both reach their western limits in Vanuatu; *Polyscias multijuga* occurs primarily in Fiji, with outlying populations also found in Tonga, Niue, the Territory of Wallis and Futuna, and of course Vanuatu, while *P. samoensis* is curiously disjunct between Samoa and Vanuatu, and apparently absent from other islands in the region. While evident for *Araliaceae*, this pattern of phytogeographic relationships, in which links with New Caledonia are clearly the most prominant and important, appears to be somewhat uncharacteristic for the flora of Vanuatu as a whole. SCHMID (1987) felt that the area's floristic affinities were much stronger with Fiji, and to a lesser degree with the Solomon Islands (and thus the Malesian region), than with New Caledonia.

The taxonomic treatment presented here is intented to serve as a basis for developing a better understanding of the *Araliaceae* of Vanuatu, especially within the context in the entire

southwestern Pacific region. It is further hoped that this paper will stimulate future collectors in Vanuatu to continue devoting special attention to the family, and that more material will be gathered of the several species that are still very poorly known. Additional exploration throughout Vanuatu, and particularly on those islands that have never been visited by botanists or have been collected only superficially, should be encouraged, and could very well result in the discovery of more new taxa.

The generic synonymies presented below include primarily those names that have been applied to species occurring in the region (essentially the southern Pacific, Australia, Malesia and Micronesia), although some generic names of particularly important or widespread usage have also been listed; the lists are, however, not intended to be exhaustive. The synonymy given for each species is, on the other hand, as complete as possible, although certain obscure names mostly of horticultural origin may have been overlooked in the case of the cultivated species of *Polyscias*. Names for several species from outside Vanuatu that are still to be described are referred to as "*ined.*"; they are mentioned purely as a matter of convenience, which should not in any way be construed as constituting publication.

TAXONOMIC TREATMENT

Key to the Genera

1. Leaves simple.
   2. Leaves palmately lobed; flowers hermaphroditic, pedicellate, main inflorescence branches trifid, with two lateral umbellules of normal flowers and a central umbellule bearing sterile bacciform flowers ('pseudo-fruits') .... 1. *Osmoxylon*
   2'. Leaves entire; flowers unisexual (plants dioecious), sessile, the female ones in dense heads, the male ones in panicles of umbellules .... 2. *Meryta*

1'. Leaves palmately or pinnately compound (occasionally unifoliate in *Polyscias scutellaria*).
   3. Leaves palmately compound; pedicels not articulated below the flowers .... 3. *Schefflera*
   3'. Leaves pinnately compound or unifoliate; pedicels articulated below the flowers.
      4. Petals imbricate in bud; base of the petiole and axes of the inflorescence covered with a corky, exfoliating periderm; styles and carpels 2 .... 4. *Delarbrea*
      4'. Petals valvate in bud; petiole and inflorescence axes smooth, glabrous or pubescent; styles and carpels 2-5 .... 5. *Polyscias*

1. OSMOXYLON Miq.

Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 1 : 5 (1863).
Eschweileria Zipp. ex Boerl., Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 6 : 112 (1887); *non Eschweilera* Mart. (1828).
Pseudosandalum O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1 : 271 (1891), ("*Pseudo-santalum*") *nom. illeg.*
Boerlagiodendron Harms, *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 31 (1894).

Hermaphroditic or andromonoecious (?), glabrous or tomentose, unarmed shrubs or trees. Leaves palmately lobed or simple (rarely palmately compound outside Vanuatu), alternate, usually clustered at branch ends; base of the petioles expanded and bearing one to several spiral or transverse crests or collars (rarely absent), the stipules forming a ligule. Inflorescence

a compound umbel, terminal, erect, primary axis short, secondary axes each terminating in three tertiary axes, the central one bearing a head or umbellule of sterile bacciform flowers ("pseudo-fruits"), the two lateral ones each with a head or umbellule of hermaphroditic (likely protandrous) flowers, the pedicel not articulated. Sepals obsolete. Petals few to numerous, united below into a short tube. Stamens 4-30, the anthers with 4 thecae. Ovary inferior, 1-many-carpellate, with a flat to shallowly concave nectar disk, styles short, united to form a central boss bearing the pustulate stigmas. Fruit a drupe; exocarp fleshy, endocarp crustaceous; endosperm smooth or wrinkled.

Osmoxylon comprises about 50 species, primarily occurring in Malesia (Borneo and the Philippines west to New Guinea), with additional members reaching Taiwan, Micronesia, the Solomon Islands and Vanuatu (STONE, 1962, 1983; PHILIPSON, 1975, 1979). The genus exhibits several characters that are very distinctive within *Araliaceae*, including spiral or transverse crests around the petiole base, trifid inflorescence branches with the central axis bearing sterile, bacciform flowers, and a corolla that is tubular below but lobed above. *Osmoxylon* is represented in Vanuatu by one species.

1. **Osmoxylon orientale** (Guillaumin) B. C. Stone

Gard. Bull. Sing. 36 : 101 (1982).
Boerlagiodendron orientale GUILLAUMIN, J. Linn. Soc., Bot. 51 : 554 (1938). Type : *I. & Z. Baker 258*, Vanuatu, Santo, Hog Harbour, rain forest, 25 Jan 1934 (holo-, BM!).

Hermaphroditic trees ca. 4-5 m tall. Leaves palmately lobed, often deeply so, confined to the branch ends, the blade thickly papyraceous, cordate-orbicular, the lobes ca. 25-30 cm long, broadly acuminate to nearly obtuse at the apex, margins serrate-crenate; petiole 15-25 cm long, grooved above, basal collar spiral, fimbriate. Inflorescence terminal, erect, spherical, primary axis stout, ca. 10-15 cm long at maturity, secondary axes ca. 25-30, the outer ones somewhat arcuate, each 6-10 cm long, rigid, subtended by a stiff, triangular-lanceolate, early caducous bract to 30 mm long, tertiary axes 3 per secondary axis, each subtended by a lanceolate-subulate bractlet to ca. 15 mm long, the lateral two axes (bearing fertile hermaphroditic flowers) ca. 6-9 cm long, often arcuate, not evidently articulated (occasionally with 1-2 small bract scars), the central axis (with sterile bacciform flowers) 1-3 cm long, erect; hermaphroditic flowers ca. 12-15 per umbellule, the pedicels 4-8 mm long, stout, sterile bacciform flowers ca. 8-10 per umbellule, the pedicels 10-12 mm long, more slender. Calyx absent. Corolla globose in bud (unknown at anthesis). Stamens 4. Ovary of the hermaphroditic flowers ca. 15-carpellate, urniform, ca. 2.5 mm high just after anthesis, stigmatic crest laterally compressed and narrowly elliptic, sterile bacciform flowers (2-)3-5-carpellate. Fertile fruit slightly compressed laterally, pinkish white and translucent when young, red at maturity, depressed-globose to oblate, 7-8 mm high, 9-10 mm wide, evidently ribbed when dry, with an evident scar left by the corolla and stamens, the disk shallowly concave, sterile bacciform pseudo-fruits globose to broadly ovate, 7-10 mm high, 6-10 mm wide, shallowly to deeply ribbed when dry.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLAND : VANUA-LAVA : *Morat 7422* (MO, NOU, P, PVNH); *Bourret 261* (NOU). — SANTO : Environs de Vanafo, *Cabalion 283* (PVNH), *294* (NOU). Plateau, pâturage chez M. Charles, *Schmid 236* (NOU, P). En allant sur Vanafo, corail soulevé, *Suprin 376*

(NOU). Big Bay, flood plain, R. Jordan near coast, *Whitmore 3026* (K). — MAEWO : Chemin entre Saritamata-Keremkei, 250 m, *Bourdy 608* (P, PVNH). — PENTECOST : Vallée au Sud de Melsisi, *Cabalion 1138* (NOU). — NGUNA : Near summit of Mt. Mawasi, 300 m, *B. C. Stone 2221* (BISH).

Osmoxylon reaches its eastern and southern limits in Vanuatu, where the endemic species *O. orientale* is known to occur on at least five islands. The affinities of *O. orientale* are unclear, and probably cannot reasonably be assessed before a thorough analysis is also made of the species that occur in the Solomon Islands.

Osmoxylon orientale grows in primary and secondary vegetation, from sea level to perhaps 300 m, and is reported to be locally common in at least some areas. The available specimens indicate that flowering occurs from December to March, with fruiting in April and May.

2. MERYTA J. R. & G. Forster

Gen. Pl. : 119 (1776).
Botryodendrum ENDL., Prodr. Fl. Norfolk. : 62 (1833).
Neara SOL. ex SEEM., Fl. Vit. : 118 (1865), *pro syn.*
Strobilopanax R. VIGUIER, Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 9, 4 : 148 (1906).

Dioecious, unarmed treelets or trees. Leaves simple, alternate, clustered at branch ends, the blade entire to occasionally pinnately lobed (often deeply so in juvenile foliage), the midvein often with prominent bulges beneath; petiole with an expanded, clasping base with membranous or scarious margins. Inflorescence a panicle of umbellules, racemules or capitula, terminal, erect or pendent, the short pedicels not articulated below the flowers (or the flowers sessile in some species). Flowers unisexual, actinomorphic, staminate flowers free, pistillate flowers free or united basally to nearly throughout to form globose heads. Sepals reduced to minute teeth or wanting. Petals 3-5(-6), valvate. Stamens 3-5(-6), vestigial and sterile in female flowers of some species, the anthers with 4 thecae, dorsifixed. Ovary inferior, 4-15-carpellate, surmounted by a nectar disk, the styles as many as the carpels, united basally, the free arms erect at anthesis, spreading in fruit. Fruit a drupe (multiple in species with united pistillate flowers); exocarp fleshy, endocarp crustaceous; endosperm smooth.

Meryta is a particularly distinctive genus of dioecious, simple-leaved *Araliaceae*, with about 30 species, nearly all of which are endemic to one or a few Pacific islands (cf. LOWRY, 1988). Eleven species occur on New Caledonia (LOWRY, unpubl. data), and four taxa are recognized in Samoa and Tonga (COX, 1985); members also occur from Micronesia (Yap) south through Vanuatu and Norfolk Island to New Zealand, and east to Fiji and Polynesia, with an as yet undescribed species in the Marquesas.

The segregate genus *Strobilopanax* was circumscribed to include species with globose multiple fruits that develop from capitula in which there is nearly complete fusion among the pistillate flowers. VIGUIER (1906) originally included two species, *S. macrocarpa* (Baillon) Viguier and *S. macrocephala* (Baillon) Viguier (both synonyms of *Meryta denhamii* Seem.), and GUILLAUMIN (1938) later added *S. neo-ebudica*. A fourth species, *Meryta capitata* Christoph., from Samoa, has fused pistillate flowers and globose multiple fruits, and could also have been included in *Strobilopanax*, although the combination was never made.

Among the species that do not fall strictly within VIGUIER's concept of *Strobilopanax* (i.e., those that comprise *Meryta* sensu stricto), however there are not only taxa with free pistillate flowers, but also a number of species that exhibit various degrees of fusion. Several, including *M. balansae* Baillon and *M. malietoa* P. A. Cox, have pistillate flowers and fruits that are often basally fused, while in *M. pachycarpa* Baillon, *M. sonchifolia* Linden & André, and *M. mauluulu* P. A. Cox, the flowers and fruits are united for half their length or more. Such a range of character states thus suggests that the nearly complete fusion seen in members of *Strobilopanax* represents nothing more than an extreme, and supports several earlier treatments (e.g., HARMS, 1938; SMITH & STONE, 1968) in which all of the species are included within *Meryta*.

1. **Meryta neo-ebudica** (Guillaumin) Harms

Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 14 : 321 (1938).
Strobilopanax neo-ebudicus GUILLAUMIN, J. Arnold Arbor. 12 : 263 (1931). Type : *Kajewski 980* (coll. J. P. WILSON), Vanuatu, Aneityum, Anelgauhat Bay, forest, 325 m (holo-, A!; iso-, BRI!, K!, NY!, P!).

Dioecious, sparsely branched trees 4-10 m tall. Leaves simple, the blade thickly papyraceous to subcoriaceous, obovate to nearly elliptic, 25-75 × (6-)7-25 cm, the midvein with ca. 4-6 bulges beneath, these drying to form restrictions, the apex broadly acuminate to acute or nearly obtuse, the margin entire, often somewhat undulate, minutely thickened and with an evident submarginal collecting vein, the base narrowly acute to attenuate and often shortly decurrent; petiole 2-9 cm long, slender to rather stout, 2-5 mm in diam., with a somewhat expanded, clasping base. Inflorescence terminal, erect, a panicle of dense capitula, primary axis stout, ca. 12-20(-25) cm long, the secondary axes ca. 8-12, scattered, subtended by an early caducous cataphyll leaving an evident scar, on staminate plants ca. 10-15 cm long, slender, each with ca. 10-15 scattered tertiary axes 3-6 cm long and bearing 6-12 scattered, dense capitula of numerous flowers, secondary axes on pistillate plants 1-3 cm long, stout, each with (1-)2-4 tertiary axes 0.5-4 cm long terminating in a dense, globose capitulum of 12-16 flowers. Staminate flowers free or united only at the base, yellowish; sepals wanting; petals 4, narrowly ovate; stamens 4, inflexed in bud, ascending at anthesis, the anthers cream white, the filaments slender. Pistillate flowers at anthesis fused in the lower half, the upper portion forming a short, broadly urniform beak; sepals wanting; petals 5, narrowly deltoid to subulate, acute, ca. 1.5 mm long; ovary 7-10-carpellate, styles 7-10, basally united, the free arms thick, spreading at anthesis, expanding somewhat in fruit, becoming recurved. Fruit multiple, globose, ca. 2-3(-4) cm in diam. at maturity, composed of 12-16 fully united drupes, the sutures somewhat obscure, never separating or opening upon drying.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : GAUA : *Comins 27b* (K). — SANTO : Hog Harbour, 25 m, *I. & Z. Baker 12* (BM); *24* (BM). Pialulup, forest, 300 m, *Bourdy 316* (BISH, K, NOU, NSW, P, PVNH). Au-dessus d'Ipayato sur le sentier de Pic Santo, *Bourdy 1103* (NOU, P, PVNH). Environs de Vanafo, *Cabalion 287* (NOU). Nokolula, 200 m, *Cabalion 2786* (BISH, K, NOU, P, PVNH). "Mon Biftek", *S. Gowers 135* (PVNH). Vallée de l'Apouna, 300 m, *MacKee RSNH 24241* (A, K, NOU, NSW, P, PVNH). — PENTECOST : Melsisi, plateau, 350-400 m, *Cabalion 1203* (NOU). N end, *Walsh 119* (NSW, PVNH). — AMBRIM : Grand plateau, 700 m, *Aubert de la Rüe s.n.* (P). Creek pour aller du volcan à 1550 m au-dessus du village de Lalinda, 110 m, *Bourdy 113* (K, NOU, P, PVNH). — MALEKULA : Atchin,

Layard s.n. (NSW). — NGUNA : Sommet du volcan, 590 m, *Cabalion 916* (NOU). — EFATE : 2 km E du Mt. Erskine, forêt, 400 m, *Cabalion 1887* (K, P, PVNH). Narabut, near expedition camp site at Tangueleguele, forest, 17°35′ S, 168°21′ E, 300 m, *Green RSNH 1027* (A, K, NOU, NSW, P, PVNH). Port-Vila, dans les vallées, *D. Levat s.n.* (P). — ERROMANGA : Potiraousak, *Cabalion 1737* (PVNH). Vicinity of the Nouankao camp, 18°54′ S, 169°11′ E, 150 m, *Green RSNH 1259* (K, NOU, NSW, P, PVNH). Without precise locality, *Schmid 3161* (NOU). — TANNA : Près du lieu-dit "Centre Brousse", *Bernardi 12853* (G, NOU). — ANEITYUM : Anelgauhat, 200 m, *Cabalion 1917* (PVNH).

Meryta neo-ebudica is closely related to *M. denhamii*, whose range extends from Grande Terre to the Loyalty Islands in New Caledonia, slightly over 100 km to the southwest. The two species can, however, be readily distinguished by their fruits. While the drupes comprising the multiple fruits of both taxa appear fully united in fresh material, in *M. denhamii* the sutures are more prominent and consistently separate as the fruit dries, whereas they are generally somewhat obscure and remain fully closed in *M. neo-ebudica*.

The Samoan endemic *M. capitata* also closely resembles *M. neo-ebudica* in many respects, although the distinctness of these two species appears never to have been doubted by previous authors, presumably because of the large distance that separates their ranges (note, however, that *Polyscias samoensis* is now known to exhibit just such a disjunct distribution between Vanuatu and Samoa; see below). Recent collections of *M. neo-ebudica* clearly show that there is considerable overlap in the characters that SMITH & STONE (1968) used to separate it from *M. capitata* (primarily petiole length, leaf size and shape, and diameter of the multiple fruits).

A cursory study of the available material suggests, however, that it may be possible to distinguish *M. capitata* from *M. neo-ebudica* on the basis of foliar features : the leaves of *M. capitata* appear to be thinner and more papyraceous in texture, and have a finer, denser and more evident network of tertiary veins. Whether other characters support the continued separation of these taxa remains to be seen, and will likely have to wait until a detailed revisions of the entire genus is completed. In any case, if the populations from Vanuatu and Samoa were to be considered conspecific, the name *M. neo-ebudica* would take priority.

Meryta neo-ebudica occurs throughout Vanuatu, primarily from about 100 m to 600 m elevation, although one collection from Santo was taken at 1200 m. The species apparently grows in both primary and somewhat disturbed forests, as well as in more open habitats such as stream banks. The few flowering specimens available were all collected in September, while fruiting material has been gathered in March, July, August and December.

3. SCHEFFLERA J. R. & G. Forster

Gen. Pl. : 45 (1776), *nom. cons. versus Sciadophyllum* P. BR. (1756), *nom. regic.*
Brassaia ENDL., Nov. Stirp. Dec. 1 : 89 (1839).
— *Schefflera* sect. *Brassaia* (ENDL.) TSENG & HOO, Acta Phytotax. Sinica, Addit. 1 : 133 (1865).
Plerandra A. GRAY, Bot. U.S. Expl. Exped. 1 : 729 (1854).
Agalma MIQ., Fl. Ind. Bat. I (1) : 751 (1855).
Tupidanthus HOOK. f. & THOMS., Bot. Mag. 82 : *tab. 4908* (1856).
Bakeria SEEM., J. Bot. 2 : 248 (1864).
Nesopanax SEEM., J. Bot. 2 : 249 (1864).
Dizygotheca N. E. BROWN, Bull. Misc. Inform. 1892 : 197 (1892).
Schefflera sect. *Cephaloschefflera* HARMS, *in* ENGL. & PRANTL., Nat. Pflanzenfam. III (8) : 36 (1894).
— *Cephaloschefflera* (HARMS) MERR., Enum. Philip. Pl. 3 : 231 (1923).
Geopanax HEMSL., Hook. Icon. Pl., *tab. 2821* (1906).
Octotheca R. VIGUIER, Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 9, 4 : 135 (1906).

Hermaphroditic or andromonoecious, glabrous to tomentose, furfuraceous or stellate pubescent, unarmed, oocasionally epiphytic or hemi-epiphytic treelets or trees, or sometimes climbers. Leaves palmately compound, or less often unifoliolate, alternate; leaflets entire to variously divided (often deeply so in juvenile foliage); petiole with an expanded, clasping base, the stipules connate and often ligulate. Inflorescence a compound umbel or variously structured panicle of umbellules or less often capitula or racemules, morphological terminal but sometimes appearing lateral due to retarded development concurrent with rapid extension growth from an adjacent axillary bud, the pedicels not articulated below flowers. Flowers hermaphroditic and protandrous, or unisexual, actinomorphic. Sepals generally 5, forming an entire to shallowly lobed or toothed rim. Petals (4-)5(-7 or more), valvate. Stamens (4-)5-numerous, the anthers with 4 or 8 thecae. Ovary inferior, (2-)5-20(-100)-carpellate, usually surmounted by a fleshy nectar disk, the styles as many as the carpels, free and erect at anthesis, then spreading as the stigmas become receptive, or partially to fully united to form a rostriform stylopodium, or absent with the stigmas sessile. Fruit a drupe, crowned by the persistent calyx rim and the styles or stylopodium; exocarp fleshy, the endocarp crustaceous; endosperm smooth.

Schefflera, as circumscribed here, comprises about 650 to 700 species occurring throughout the tropics and subtropics, with primary centers of diversity in Malesia, Southeast Asia, South America, and New Caledonia. A number of segregate genera have been recognized on the basis of relatively minor differences in inflorescence structure and the number of floral parts. This approach, however, has resulted in the definition of several apparently un-natural groupings. Furthermore, in at least some cases, polymerous segregates have been placed far away from clearly related isomerous groups (e.g., *Octotheca* and *Dizygotheca*, which both occur in New Caledonia and share a pecular and evidently derived type of anther with eight thecae, have even been placed in different tribes by some authors; cf. LOWRY, 1986*b*).

This segregation of various more-or-less well defined groups from *Schefflera* sensu lato has also been incompletely and inconsistently applied (often only when the taxa are easily and conveniently delimited geographically), thus leaving the residual *Schefflera* as a para- or even polyphyletic assemblage comprising all of those taxa that were not removed to a separate genus. Following this process to its logical conclusion, however, would restrict *Schefflera* to the type species, *S. digitata*, and six closely related taxa of the southwest Pacific (cf. discussion below under *S. neo-ebudica*), which is clearly not satisfactory.

FRODIN (1975, pers. comm.) has argued for the opposite approach, in favor of a more broadly defined *Schefflera*. This interpretation has been adopted by several recent authors (e.g., PHILIPSON, 1979; MAGUIRE et al., 1984; FRIEDMANN, 1986; LOWRY et al., 1989), and is followed here. This appears to be the most reasonable way to treat these taxa, at least until sufficient new information becomes available to permit a detailed analysis of relationships among the groups involved from which a new infrageneric classification can be developed that truly reflects the underlying phylogeny.

Two of the segregate genera, *Plerandra* A. Gray and *Dizygotheca* N. E. Brown, are represented among the *Schefflera* of Vanuatu. *Plerandra* is generally defined to include about 15 species whose flowers have a highly polymerous androecium and a gynoecium comprising about five to 20 carpels. Until recently, *Plerandra* was known only from New Guinea, the

Solomon Islands and Fiji, although SMITH & STONE (1968) commented (p. 466) that it had "not yet" been discovered in Vanuatu. The description here of the new species *S. cabalionii* fills out the geographic range of this group.

Dizygotheca, as defined by most authors, was considered endemic to New Caledonia, where it comprises 12 species that are characterized primarily by having anthers with eight thecae and a distinctive paniculate-umbellate inflorescence structure. Careful study of the available material of both *Schefflera tannae* A. C. Smith & B. C. Stone and *S. actinostigma* A. C. Smith & B. C. Stone, however, shows that they also form part of this closely related group, thus extending its range at least somewhat to the northeast.

KEY TO THE SPECIES

1. Stamens ca. 250, exceeding the petals in numbers; carpels 10-12; flowers ca. 2 cm long at anthesis .... 1. *S. cabalionii*

1'. Stamens 5(-7), usually equal to petals in number; carpel (4-)5-9; flowers and fruit less than 1 cm long.

2. Peduncles of the umbellules numerous, arranged racemosely throughout the lateral inflorescence axes, each subtended by a persistent subulate bractlet ca. 2-3 mm long; leaflet-blades serrate-denticulate .... 2. *S. neo-ebudica*

2'. Peduncles of the umbellules terminal and often in a median verticillate pseudo-whorl along the lateral inflorescence axes; leaflet-blades entire to crenulate.

3. Inflorescence strictly compound-umbellate, the lateral axes without median pseudo-whorls of umbellules; anthers with 4 thecae; leaflet-blades broadly ovate, the largest not exceeding ca. 8 cm long .... 3. *S. vanuatua*

3'. Inflorescence paniculate-umbellate, the lateral axes usually with a median pseudo-whorl of umbellules in addition to the terminal umbellate cluster; anthers with 8 thecae; leaflet-blades obovate to elliptic, the largest exceeding 15 cm long.

4. Styles fused for 1/2-2/3 of their length, forming a beak in fruit; largest leaflet usually exceeding 20 cm long. .... 4. *S. tannae*

4'. Styles free for most of their length, united only in the lower 1/4(-1/2), divergent in fruit; largest leaflet usually less than 20 cm long .... 5. *S. actinostigma*

1. **Schefflera cabalionii** Lowry, *sp. nov.* — Fig. 1.

Arbores andromonoicae, foliis compositis digitatis, 35-75 cm longis; foliolis (5-)7-11 ellipticis ovatis, 12-28 × 6-11 cm, petiolo 20-42 cm longo, a lenticellis pustulosis ad basin instructo; stipula ligulata circa 2 cm longa. Inflorescentia, in umbella composita, ut videtur lateralis sed vero terminalis secundum gemmae axillaris excrescentiam; axibus secundariis circa 3-5 in longitudinem ad 10-12 cm aequans, umbellulis circa 12-16-floris, pedicellis 1.5-2 cm longis. Petala 5, elliptica ovata, 1.5-2 mm crassa, 7-9 mm longa. Stamina circa 250, in orbes circa 5. Ovarium, carpellis 10-12, a disco nectarifero profonde concavo-infundibuliforme superato; stylis nullis, stigmatibus bilabiatis in disco sessilibus. Fructus ellipsoido-urniformis, 3-3.5 × 1.8-2 cm, in sicco valde costato, a toro conspicuo dilatato, instructo.

Andromonoecious (?) trees. Leaves 35-75 cm long, leaflets (5-)7-11, subcoriaceous, elliptic-ovate, 12-28 × 6-11 cm, the primary vein slightly raised above, prominent beneath, the secondary veins ca. 20-40 per side, prominent above and beneath, curving slightly from the midvein and strongly arcuated towards the margin, those toward the apex sometimes curving back around to the adjacent vein, tertiary veins prominent, forming a dense network, the apex broadly acute to nearly obtuse and often somewhat acuminate, the margin entire, thickened

and minutely revolute, the base attenuate; petiolules stout, 1.5-5 cm long; petiole stout, 20-42 cm long, the base clasping and enlarged, densely pustular lenticellate, the ligulate stipule ca. 2 cm long. Inflorescence a compound umbel, morphologically terminal, but probably appearing lateral (at least in fruit) due to retarded development and concurrent rapid extension growth of an adjacent axillary bud, erect to spreading, the primary axis very short (absent?), the secondary axes (peduncles) ca. 3-5, about 10-12 cm long at anthesis and in fruit, corticate lenticellate towards the base, pustular lenticellate at the top, umbellules with ca. 12-16 flowers, some of which may be functionally staminate, the rest hermaphroditic and presumably protandrous, the pedicels stout, short in bud, expanding to 1.5-1.8 cm long at anthesis, and to 2 cm in fruit, subtended by an involucel of ca. 7-9 stiff, early caducous, deltoid-lanceolate bractlets each ca. 3-5 mm long. Calyx very broadly cupuliform to nearly flat, the rim entire, thick, undulate. Corolla hemispheric to depressed ovoid in bud, with a slightly pointed apex, the petals 5, 1.5-2 mm thick, elliptic-ovate, 7-9 mm long. Stamens ca. 250 in hermaphroditic flower (mature staminate flowers unknown), in about 5 series, the filaments slender, ca. 3.5-4 mm long, the anthers narrowly oblong-elliptic, ca. 2.5 mm long, with 4 thecae. Ovary 10-12-carpellate, ca. 1.5 mm high and narrowly obconical at anthesis, surmounted by a deeply concave-funnelform nectar disk concealed by the stamens, styles wanting, the 10-12 narrowly elliptic, bilabiate stigmas sessile on the disk. Mature fruit ellipsoid-urniform, 3-3.5 cm high, 1.8-2 cm wide, strongly ribbed when dry, with the persistent calyx and scars of the petals and stamens forming an evident, flared collar around the enlarged disk.

TYPE : *Veillon 4031 "A"*, Vanuatu, Santo, crête direction Voutmele, 1200 m (holo-, P!; iso-, NOU!).

ADDITIONAL MATERIAL. — SANTO : Crête direction du Voutmele, 1350 m, *Veillon 4031 "B"* (NOU). Cumberland, entre rivière Piamégou et Piamaéto, 900-1200 m, *Cabalion 889* (PVNH); *901* (NOU, PVNH). Pialupup, 900 m, *Bourdy 317* (BISH, K, NOU, NSW, P, PVNH).

As noted above, *Schefflera cabalionii* is the first species belonging to the closely related group of taxa often treated under the segregate genus *Plerandra* to be collected in Vanuatu. It is easily distinguished from its Fijian relatives by its complete lack of styles and its deeply concave disk. The presence of approximately 250 stamens in the hermaphroditic flowers of *S. cabalionii* further separates it from most Fijian species; only *P. grayi* Seem. and *P. pickeringii* A. Gray (combinations in *Schefflera* to be made elsewhere) have as highly polymerous an androecium, but the former has much smaller fruits, while the latter has a highly evident, protracted stylopodium (SMITH & STONE, 1968; SMITH, 1985).

The relationships between *S. cabalionii* and its allies in New Guinea and the Solomon Islands are less easily assessed, since no detailed treatment is yet available for the latter. A careful examination of the rather considerable holdings in a number of herbaria, especially at Kew and Leiden, have not, however, revealed a single specimen that exhibits a set of characters even vaguely resembling those of *S. cabalionii.* Furthermore, none of the published descriptions for species of *Plerandra* from New Guinea and the Solomon Islands matches the available specimens of the new taxon from Vanuatu.

According to SMITH & STONE (1968), all members of the *Plerandra* assemblage known to them were thought to be either "polygamo-dioecious" (i.e., presumably functionally dioecious, but with a certain degree of sexual inconstancy) or "polygamo-monoecious" (i.e., almost certainly andromonoecious) (cf. SCHLESSMAN et al., in press). Although it is not possible to determine the sexual system of *S. cabalionii* with certainty from the available material,



Fig. 1. — **Schefflera cabalionii** : **A**, bud × 1.5; **B**, bud with 3 petals removed × 1.5; **C**, leaf × 0.4; **D**, mature fruits × 0.5; **E**, branch in fruit × 0.05.

andromonoecism appears to be the most likely; one collection (*Veillon 4031 "B"*) has two detached inflorescence branches, one of which bears flowers that are much smaller than the others and could well represent male forms. This conclusion is, however, based on the assumption that the two branches were taken from the same individual. In any case, more detailed observations on the sexual system of this species, as well as nearly all other *Araliaceae*, are badly needed.

Schefflera cabalionii is known only from the island of Santo, where it has been collected in wet forest between about 900 m and 1350 m altitude. This impressive and beautiful species is named in honor of Monsieur Pierre CABALION, whose intensive collecting efforts throughout Vanuatu, conducted between 1979 and 1986 while stationed as ORSTOM's resident botanist in Port Vila, represent one of the most important recent contributions to our knowledge of the archipelago's flora.

2. **Schefflera neo-ebudica** Guillaumin

Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), Sér. 2, 9 : 289 (1937). Type : *Kajewski 114*, Vanuatu, Tanna, Lenakel (lecto-, P!; isolecto-, A (mounted on 2 sheets)!, K (mounted on 2 sheets)!, NY!; designated by SMITH & STONE, J. Arnold Arbor. 49 : 482, 1968).

Hermaphroditic trees 3-6(-10) m tall. Leaves (30-)35-50-(-60) cm long; leaflets (7-)9-11, membranous to papyraceous, elliptic to elliptic-obovate or elliptic-rhomboid, often narrowly so, (6.5-)8-30 × (2.5-)3-10 cm, the primary vein flush to slightly raised above, prominent beneath, the secondary veins ca. 8-14 per side, somewhat obscure above, prominent beneath, curving slightly from the midvein, arcuating and usually branching toward the margin, the branches terminating on the teeth, the apex narrowly acute to acuminate or subcaudate, the margin coarsely serrate-dentate (to deeply lacerate in juvenile foliage), minutely revolute, the teeth often spinulose, the base attenuate; petiolules (1.5-)2-4.5 cm long; petiole slender to stout, (9-)15-35(-40) cm long, clasping and somewhat enlarged at the base, the margins coriaceous. Inflorescence morphologically terminal, but appearing lateral due to retarded development and concurrent rapid extension growth from an adjacent axillary bud, erect to spreading or pendant, the primary axis rather stout, often somewhat corky lenticellate, (12-) 25-40 cm long, the secondary axes (8-)16-22, scattered or irregularly grouped (especially at the top), 5-18 cm long, expanding in fruit, each subtended by an adaxially concave, lanceolate-subulate bract to 4 mm long, and bearing (5-)12-30(-34) scattered, racemosely arranged umbellules, the peduncles (3-)3.5-8 mm long, each subtended by a small, lanceolate-subulate bractlet to 2 mm long and bearing 4-8 hermaphroditic, protandrous flowers, the pedicels 1.5-4(-5) mm long, with an involucel of as many minute, reflexed bractlets (occasionally 1-2 flowers borne on the peduncles slightly below the others). Calyx broadly cupuliform, ca. 0.5 mm high at anthesis, the rim with 5(-6) minute, deltoid lobes. Corolla ovate-deltoid and with an acute apex in bud, the petals 5, spreading to recurved at anthesis, broadly ovate to deltoid, 1.5-2 mm long. Stamens 5, ascending to spreading at anthesis, the filaments ca. 1 mm long, the anthers ca. 0.5 mm long, with 4 thecae. Ovary (4-)5(-6)-carpellate, broadly cupuliform at anthesis, styles (4-)5(-6), united only at the base, 0.1-0.2 mm long and with the free arms erect at anthesis, recurving and elongating in fruit to ca. 1 mm long. Mature fruit cream white, globose to oblate, 3-3.5 mm high, 3-4 mm wide, strongly ribbed when dry, with an evident ring at the

base of the expanded nectar disk, the ovary thus appearing only 2/3-3/4 inferior, the base truncate.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : GAUA : Sentier menant au Lac Letes, *Bourdy 924* (PVNH). VANUA-LAVA : Forêt de crête, 550 m, *Morat 7475* (NOU, P, PVNH). Crête, rive gauche de la Chelva, 200 m, *Veillon 5518* (NOU). Crête, 400 m, *Veillon 5533* (NOU, P). — SANTO : Between Ladhogh and Turworsoksok, *I. & Z. Baker 138* (BM). Au-dessus d'Ipayato, sur le sentier de Pic Santo, *Bourdy 1026* (P, PVNH). Vallée de la Pia-lapa, col à 1240 m débouchant sur la côte Ouest, *Cabalion 465* (NOU, P). Mt. Tabwemasana, 1100 m, *Cabalion 2843* (BISH, K, NOU, P, PVNH) ; contrefort N.O., 1700 m, *J. Raynal RSNH 16351* (K, NOU, PVNH) ; crête N.O., près du sommet, 1600 m, *Veillon 2445* (NOU) ; vers le premier sommet, 1600-1700 m, *Veillon RSNH 4552* (K, P, PVNH). Nokovula-Kerepua, 1070 m, *Cabalion 2869* (P, PVNH). Vallée de la Pialoraï, 400-550 m, *Morat 6427* (MO, NOU, P). Vers la Cascade, *Schmid 235* (NOU, P). — MAEWO : Saritamata, 400 m, *Bourdy 694* (K, NOU, P, PVNH). — PENTECOST : Entre Kumre et Lasup, 600 m, *Aubert de la Rüe s.n.* (A, P). Entre Tealing et Lalak, *Aubert de la Rüe s.n.* (P). Melsisi, village Taraibé, 400 m, *Cabalion 784* (NOU, P). Est de Tansip, 600 m, *Morat 5207* (MO, NOU, P, PVNH). Baie Homo à Baie Barrier, 200 m, *Morat 5420* (MO, NOU, P). — MALEKULA : South West Bay entre Lenbongbong et Lendemboi, *Bourdy 841* (NOU, P, PVNH). — AMBRIM : Mt. Touo, 1000 m, *Aubert de la Rüe s.n.* (P). — NGUNA : Pente E. du volcan, 300 m, *Cabalion 912* (NOU). — EFATE : Ouest de Bernier, 450 m, *Cabalion 1007* (PVNH). Hills SE of Undine Bay, *Morrison s.n.* (P). — ERROMANGA : Mt. Fedmoghum, *Cabalion 1424* (PVNH). Sommet du Rantop, 862 m, *Cabalion 2140* (NOU, PVNH). Vallée de la Nouankao, au N du camp du km 17, *J. Raynal RSNH 16254* (K, NOU, PVNH). Without precise locality, 200-300 m, *Schmid 3158* (NOU). — TANNA : In silva montana, 600-700 m, *Bernardi 13102* (G, P). Mt. Toukousméreu, 19°35′ S, 169°23′ E, 950-1084 m, deinde per cacumen et per semitam meridionalem usque ad Ikakakak, Yankwanénéay, atque rursus ad Yanehoop, *Bernardi 13166* (G) ; 1000 m, *Green 1236* (A, K, NOU, P, PVNH) ; flanc E, 600 m, *Morat 5908* (NOU, P), *Morat 6083* (NOU, P). Enniou, *Cabalion 1552* (PVNH). S.E., colline de Simrap au NW d'Itapoua, 600 m, *J. Raynal RSNH 16202* (K, NOU, PVNH). Without precise locality, 500 m, *Schmid 3157* (K, NOU). Without precise locality, *Schmid 3543* (NOU). — ANEITYUM : In vicinioribus Anawounamalo per semitam ad rivum Inwa Lelgey, 10-180 m, *Bernardi 12975* (G, K, L). Entre Port Patrick et Ounmetch, *Bourdy 398* (NOU, P, PVNH). Nezwon Aniopré (contrefort N de l'Ougapnaerek), 500 m, *Cabalion 1969* (NOU, PVNH). Anelgauhat Bay, 300 m, *Kajewski 845* (A, K, NY). Anumaj to Ithug, *Morrison s.n.* (K). Versants sud, forêt de pente, 450 m, *Schmid 3922* (NOU, P).

Schefflera neo-ebudica is part of a well defined group of seven species occurring in the southwest Pacific. This assemblage, which includes the type of the genus (i.e., the type of *S. digitata* J. R. & G. Forst. from New Zealand) and thus would comprise *Schefflera* in the strictest sense, further includes the following endemics : *S. euthytricha* A. C. Smith and *S. vitiensis* (A. Gray) Seem. from Fiji, *S. samoensis* (A. Gray) Harms from Samoa, and three New Caledonian species, *S. vieillardii* Baillon, *S. candelabra* Baillon and *S. pseudocandelabra* R. Viguier.

In Vanuatu *S. neo-ebudica* is one of the most commonly collected *Araliaceae*, occurring in various primary and secondary forest types from near sea level to well over 1200 m.

3. **Schefflera vanuatua** Lowry, *sp. nov.* — Fig. 2.

Arbores andromonoicae, foliis compositis digitatis, 15-30 cm longis ; foliolis 5-9 ellipticis vel elliptico-ovatis, (3.5-)5-12 × (2-)3-6.5 cm ; petiolo (6-)8-20 cm longo, a lenticellis pustulosis ad basin instructo, stipula ligulata ample ovata 1 cm longa. Inflorescentia, in umbella composita, terminalis erecta, axibus secundariis 4(-5?) in longitudinem ad 4-6.5 cm aequans, alia ab umbellula una terminata, alia in axes tertiarios 3(-4?) umbellulas 5-8(-10?) floras ferentes, magis divisa. Pedicella 1.2-2 cm longa. Flores staminati, petalis 5, 2.5 mm longis. Flores hermaphroditos non vidi. Stamina 5. Ovarium, carpellis circa 7, stylis in stylopodium rostriforme 1.5-3 mm longum omnino adnatis. Fructus juvenalis turbinatus, 5-7.5 × 4-5 mm, a disco nectarifero depresso conico, instructo. Fructus maturus ignotus.

Andromonoecious trees, with a strong carrot-like odor (evident in rehydrated material). Leaves 15-30 cm long; leaflets 5-9, papyraceous, elliptic to slightly elliptic-obovate, (3.5-)5-12 × (2-)3-6.5 cm, the primary vein slightly raised above, prominent beneath, the secondary veins numerous, ca. 25-40 per side, somewhat obscure, parallel, straight throughout most their length, then curving slightly toward the margin, tertiary veins obscure, the apex acute and shortly acuminate, the margin entire to remotely crenate, undulate, minutely thickened and revolute, the base attenuate; petiolules 1.5-3.5 cm long; petiole rather stout, (6-)8-20 cm long, the base clasping, enlarged, evidently pustular lenticellate, the ligulate stipule broadly ovate, acute, ca. 1 cm long, the margins scarious. Inflorescence a terminal, erect, compound umbel, the primary axis very short, the secondary axes 4(-5?), 4-6.5 cm long, either terminating in an umbellule or further divided into 3(-4?) tertiary axes each 5-6.5 cm long, umbellules bearing ca. 5-8(-10?) flowers, some staminate, the others hermaphroditic and presumably protandrous, the pedicels 1.2-2 cm long (somewhat shorter in staminate flowers). Calyx broadly cupuliform, the rim narrow, scarious, undulate. Corolla of staminate flowers broadly rounded-conic in bud, the petals 5, triangular to widely deltate, 2.5 mm long, unknown from hermaphroditic flowers, but likely somewhat larger. Stamens 5, in staminate flowers the filaments slender, ca. 2-2.5 mm long, the anthers oblong-elliptic, 1.5-1.8 mm long, with 4 thecae, unknown from hermaphroditic flowers. Ovary ca. 7-carpellate, styles fully united to form an evident, persistent, obfunnelform, rostriform stylopodium ca. 1.5-3 mm long. Immature fruit turbinate, 5-7.5 mm high, 4-5 mm wide, often irregularly indented when dry, but not evidently ribbed, with a prominent calyx rim at the edge of the depressed conic nectar disk, the base obtuse to slightly attenuate, mature fruit unknown.

TYPE : *Kichikichi RKNH 48*, Vanuatu, Aneityum, Entre Anelggauhat et l'Inrero, 400-500 m (holo-, P!, iso-, K!, NOU!, PVNH).

ADDITIONAL MATERIAL. — Aneityum, Valley of Nitchlemhang, near Anelgaohat (= Anelggauhat), 17 Jan 1979, *Gilbert 48* (K).

Schefflera vanuatua appears to be closely related to *S. seemanniana* A. C. Smith of Fiji, and to *S. gabriellae* Baillon and *S. pancheri* Baillon, both of New Caledonia, which together comprise the "*Gabriellae*" group. *Schefflera vanuatua* can, however, be readily distinguished from its relatives by a number of features : it differs from *S. seemanniana* in having larger and broader leaflets; from *S. gabriellae* by its more slender stylopodium and almost certainly smaller fruits, as well as its smaller leaves; and from *S. pancheri* by its more numerous leaflets.

The New Caledonian members of the "*Gabriellae*" group are characterized by a strong, carrot-like odor that is present in nearly all parts of the plant. This same distinctive smell was observed in rehydrated material of *S. vanuatua*, and presumably also occurs in *S. seemanniana*, although it has not been reported in the latter.

The inflorescence structure and sexual system appear to be quite uniform within this group of taxa. All of the species have basically compound umbellate inflorescences in which the secondary axes either terminate in an umbellule, or are further divided into tertiary axes each of which bears an umbellule. In general, the individual umbellules contain either a mixture of protandrous, hermaphroditic flowers and staminate flowers, or are entirely composed of one of these types. In any case, a given inflorescence will almost always contain at least some of both kinds of flowers. The New Caledonian species, which have been studied in

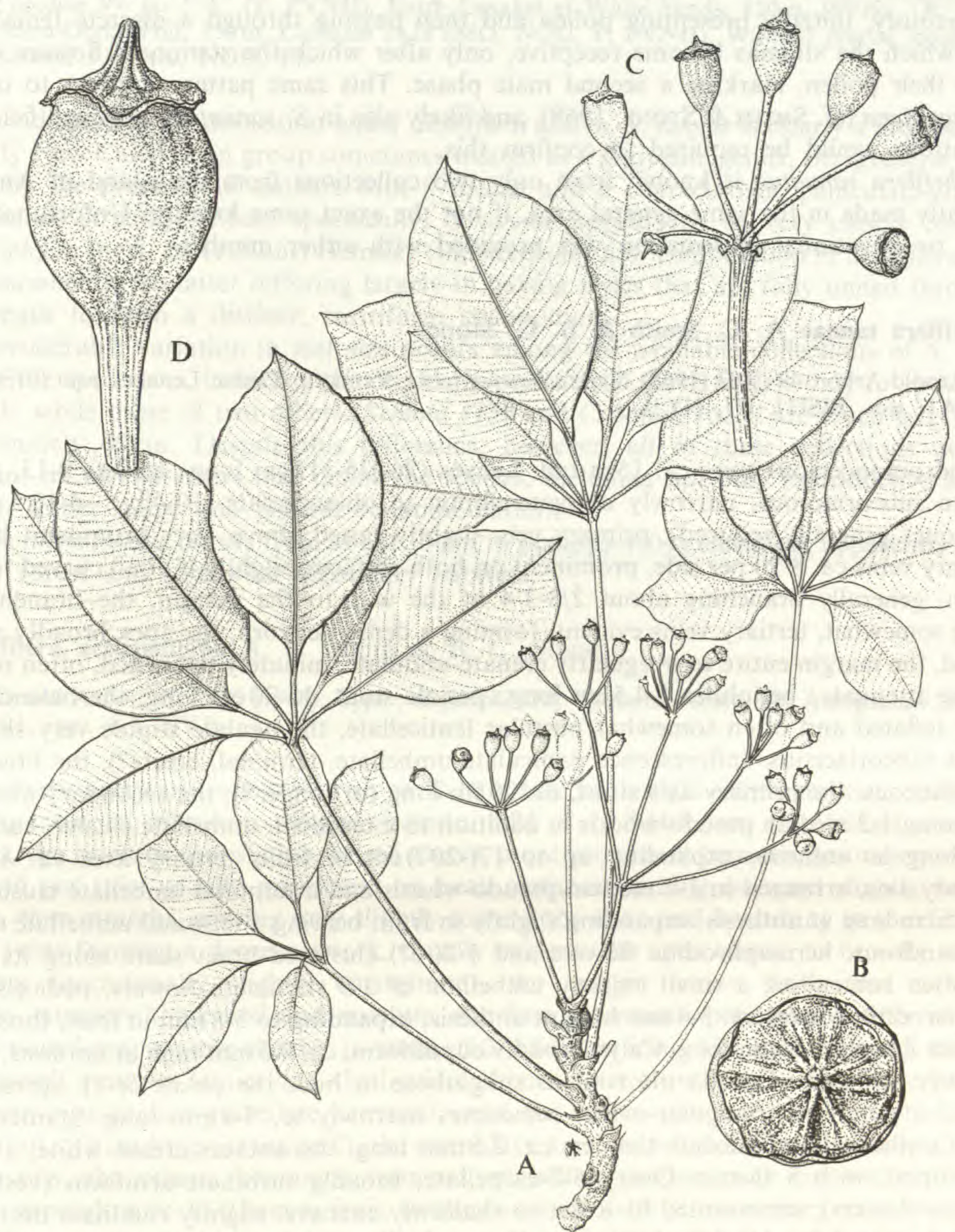


Fig. 2. — **Schefflera vanuatua** : **A**, branch with immature fruit × 0.4 ; **B**, fruit, top view × 6.5 ; **C**, umbellule in fruit × 1.5 ; **D**, fruit, side view × 6.5.

some detail (cf. Schlessman et al., in press), exhibit a pattern of 1 1/2-cycle protandry, or duodichogamy (Lloyd & Webb, 1986). In this syndrome, the hermaphroditic flowers open synchronously, initially presenting pollen and then passing through a discrete female stage during which the stigmas become receptive, only after which the staminate flowers open to present their pollen, marking a second male phase. This same pattern appears to occur in *S. seemanniana* (cf. Smith & Stone, 1968), and likely also in *S. vanuatua*, although field-based observations would be required to confirm this.

Schefflera vanuatua is known from only two collections from the island of Aneityum, apparently made in the same general area, if not the exact same locality. Unfortunately, no habitat or elevational information was provided with either number.

4. **Schefflera tannae** A. C. Smith & B. C. Stone

J. Arnold Arbor. 49 : 483 (1968). Type : *Kajewski 131*, Vanuatu, Tanna, Lenakel, rain forest, 200 m (holo-, A!; iso-, BISH!, K!, NY!).

Andromonoecious trees ca. 15 m tall. Leaves (26-)35-115 cm long; leaflets 9-13, papyraceous to subcoriaceous, narrowly obovate-elliptic to oblanceolate, 10-40 × 4-10.5 cm (the lateral ones generally reduced), primary vein slightly raised above, very prominent beneath, secondary veins ca. 8-20 per side, prominent on both surfaces, slightly if at all curved from the midvein, generally branching about 2/3-3/4 of the way to the margin, the branches then curving somewhat, tertiary veins evident, forming a dense network, the apex broadly acute to rounded, the margin entire to irregularly crenate-undulate, minutely thickened, often revolute, the base attenuate; petiolules 1-4.5 cm long; petiole stout, 15-70 cm long, the base clasping, slightly inflated and often somewhat pustular lenticellate, the ligulate stipule very short, the margins subcoriaceous. Inflorescence paniculate-umbellate, terminal, erect (?), the bracts very early caducous, the primary axis stout, ca. 20 cm long (or longer?), the secondary axes ca. 8-12, forming 1-2 median pseudo-whorls in addition to a terminal, umbellate cluster, each ca. 7-12 cm long at anthesis, expanding up to 17(-20?) cm in fruit, tertiary axes ca. 8-14 per secondary axis, arranged in 1-2 median pseudo-whorls and a terminal umbellate cluster, each ca. 1-1.5 cm long at anthesis, expanding slightly in fruit, bearing a terminal umbellule of ca. 5-10 protandrous, hermaphroditic flowers and 1-2(-3?) clustered bract scars along its length, these often subtending a small axillary umbellule of 3-5 staminate flowers, pedicels of the hermaphroditic flowers ca. 3-4 mm long at anthesis, expanding to 5-8 mm in fruit, those of the staminate flowers 1-2 mm long. Calyx broadly cupuliform, ca. 0.5 mm high at anthesis, the rim irregularly undulate. Corolla obovoid to subglobose in bud, the petals 5(-7), spreading to recurved at anthesis, triangular-ovate, sometimes narrowly so, 3-4 mm long. Stamens 5(-7), erect at anthesis, the filaments slender, ca. 2.5 mm long, the anthers cream white, 1.8-2 mm long, elliptic, with 8 thecae. Ovary 5-7-carpellate, broadly turbinate-urniform (vestigial in staminate flowers), surmounted by a flat to shallowly concave, slightly ruminate nectar disk, styles 5-7, united for 1/2-2/3 of their length, ca. 0.6-1 mm long, with the free arms erect at anthesis, diverging and elongating slightly in fruit (vestigial and undivided in staminate flowers). Mature fruit subglobose or oblate to depressed ovoid, 4-5 mm high, 4.5-6 mm wide, strongly ribbed when dry, with a small ring surrounding the somewhat contracted nectar disk, the base truncate to depressed-concave.

ADDITIONAL MATERIAL. — ERROMANGA : Piste vers 100 m, Camp 2, *Veillon 2931* (NOU). Without precise locality, crêtes, 200-300 m, *Schmid 3159* (NOU). — TANNA : Bord de route, Lenakel-Volcan, 300-600 m, *Cabalion 997 bis "A"* (P, PVNH). Entre Lenakel et White Sands, 150 m, *997 bis "B"* (NOU). Route Eniou-Green Hill, 350 m, *Cabalion 1618* (MO, NOU, P, PVNH). Without precise locality, 200-500 m, *Schmid 3160* (K, NOU, P).

As indicated in the discussion under *Schefflera* above, *S. tannae* is clearly a member of the primarily New Caledonian group sometimes treated as a segregate genus, *Dizygotheca*, defined largely by the presence of anthers with 8 thecae and a characteristic paniculate-umbellate inflorescence structure. More specifically, *S. tannae* appears to be very closely related to *D. leptophylla* (hort. ex Truffaut) Hemsley (the necessary new combination in *Schefflera* will be made elsewhere), the latter differing largely in having styles that are fully united throughout their length to form a distinct, rostriform stylopodium.

Considerable variation in leaf size occurs among the available collections of *S. tannae*. Most of the specimens, including the original type material, have leaflets only to about 25 cm in length, while those of two others (*Schmid 3159* and *Cabalion 1618)* are much larger, up to approximately 40 cm. Despite this difference, however, all of these collections exhibit a consistent set of characters that define the species, including not only reproductive features, but also leaflet shape and general venation pattern.

Schefflera tannae occurs from about 150 m to perhaps 400 m elevation, apparently in both primary forest and somewhat secondary habitats.

5. **Schefflera actinostigma** A. C. Smith & B. C. Stone

J. Arnold Arbor. 49 : 486 (1968). Type : *Kajewski 758*, Vanuatu, Aneityum, Anelgauhat Bay, 60 m (holo-, A!; iso-, K!, NY!).

Andromonoecious treelets to trees ca. 2-10 m tall. Leaves (25-)40-80 cm long; leaflets (5-) 7-11, papyraceous, elliptic to elliptic-obovate, 8-25 × (3.5-)4-8.5 cm (the lateral ones often reduced), the primary vein slightly raised above, more prominent beneath, secondary veins ca. (12-)15-45 per side, usually prominent on both surfaces, arching outward slightly from the midvein, then straight, curving only slightly toward the apex and branching in the distal 1/4, tertiary veins forming a dense network, usually evident, the apex obtuse to broadly acute or acuminate (occasionally slightly emarginate), the margin entire, finely and irregularly undulate, minutely thickened and revolute, the base attenuate; petiolules slender to rather stout, 2-6 cm long; petiole slender to stout, (12-)15-55 cm long, the base clasping, enlarged, often sparsely pustular lenticellate, the ligulate stipule stout, truncate, the margins coriaceous. Inflorescence paniculate-umbellate, terminal, erect, the bracts early caducous, the primary axis rather stout, 5-9 cm long (or longer?), the secondary axes ca. 5-7, 1-2 borne laterally along the primary axis, the others forming a terminal, umbellate cluster, each ca. 4-12 cm long at anthesis, expanding to 15-25 cm in fruit, tertiary axes ca. 4-10 per secondary axis, arranged in 1(-2) median pairs or pseudo-whorls and a terminal, umbellate cluster, each ca. 1-4 cm long at anthesis, expanding to (2-)3-7 cm in fruit, bearing a terminal umbellule of ca. 4-12 protandrous, hermaphroditic flowers and 1(-2) lateral umbellules of ca. 6-10 staminate flowers, pedicels of the hermaphroditic flowers 4-6 mm long at anthesis, expanding to 5-9 mm in fruit, those of the staminate flowers ca. 1-3 mm long. Calyx rather well developed, cupuliform, ca. 1-

1-1.3 mm high at anthesis (smaller in staminate flowers), expanding slightly in fruit, the rim undulate and shallowly 5-toothed. Corolla rounded-obovoid to subglobose in bud, petals 5, triangular-ovate, 3.5-4 mm long in hermaphroditic flowers, 2.5-3 mm long in staminate flowers. Stamens 5, the filaments stout, short, ca. 1.5 mm long, the anthers ca. 2.5 mm long, elliptic, with 8 thecae. Ovary (5-)7-9-carpellate, urniform (vestigial in staminate flowers), surmounted by a flat to shallowly concave nectar disk, styles (5-)7-9, united for 1/4(-1/2) of their length, ca. 1 mm long at anthesis, expanding in fruit to 1.5-1.8 mm, the free arms erect and appressed in bud, diverging slightly at anthesis, then spreading horizontally to recurving in fruit (vestigial and undivided in staminate flowers). Mature fruit ovoid to ovoid-subglobose, 7-8 mm high, 6-6.5 mm wide, strongly ribbed when dry, the enlarged, persistent calyx forming an evident collar around the nectar disk, the base truncate.

ADDITIONAL MATERIAL. — ERROMANGA : Pente Sud du Mt. Fedmoghum, 636 m, *Cabalion 1422* (NOU); 250 m, *Cabalion 1476* (NOU, PVNH). Entre Ipota et Raupunmungo, *Cabalion 3027* (NOU, P, PVNH). Nouankao River and vicinity, 150 m, *Chew 121* (K, NSW, P, PVNH). Ulenarap South River, 200 m, *M. S. Johnson 22* (K). Mt. Ménèl, 300-500 m, *Schmid 4737* (NOU). — ANEITYUM : Anelgohoat, 100 m, *Bourdy 365* (K, NOU, P, PVNH); 150 m, *Bourdy 376* (NOU, P, PVNH). Entre Oumetch et Port Patrick, 450 m, *Bourdy 399* (NOU, P, PVNH). Descente sur Oumetch, *Bourdy 415* (NOU, P, PVNH). Crête près d'Inrero, 700 m, *Cabalion 2995* (K, NOU, P, PVNH). Without precise locality, 400-500 m, *Schmid 3542* (NOU). Inrero, 400 m, *Schmid 3745* (NOU, P); *Schmid 3746* (NOU, P).

Along with the preceding species, *Schefflera actinostigma* clearly belongs in the "*Dizygotheca*" assemblage, as it exhibits all this group's distinctive features. *Schefflera actinostigma* is very closely related to *S. toto* Baillon of New Caledonia, although the latter has longer pedicels, more coriaceous leaflets, and fruits that are generally elliptic to subglobose rather than ovoid. These differences may prove not to be sufficient to warrant retaining the taxa as distinct at the species level, although a final decision will have to await the completion of my revision of *Araliaceae* for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances.

Schefflera actinostigma occurs in primary forest, from about 75 m to 700 m elevation. Flowering material has been collected in August and November, while fruiting specimens are available from August and November as well as January and February.

SPECIES OF UNCERTAIN IDENDITY

Schefflera kerchoveiana (Veitch ex W. Richards) Frodin & Lowry

In LOWRY, MILLER & FRODIN, Baileya 23 : 9 (1989).
Aralia kerchoveiana VEITCH ex W. RICHARDS, Gard. Chron. II (9) : 430 (1878); TRUFFAUT, Rev. Hort. 63 : 224, *fig. 55* (1891).
— *Dizygotheca kerchoveiana* (VEITCH ex W. RICHARDS) N. TAYLOR, *in* L. H. BAILEY, Stand. Hort., Cyclop. Hort., ed. 2, 2 : 1062 (1914).

Schefflera kerchoveiana was based on cultivated material likely collected by P. C. M. VEITCH during his voyage to the South Seas in 1876. LOWRY et al. (1989) have summarized the available information on this species, indicating that it is most likely native to Vanuatu. Although *S. kerchoveiana* appears to be similar to both to *S. actinostigma* and *S. tannae*, a

determination of whether it is conspecific with either of them unfortunately can not be made at this time due to a complete lack of fertile, adult material. Thus, until more adequate specimens are collected that would permit an accurate description of *S. kerchoveiana*, it is not possible to place this species with certainty among the *Schefflera* of Vanuatu.

4. DELARBREA Vieillard

Bull. Soc. Linn. Normandie 9 : 342 (1865).
Porospermum F. MUELL., Fragm. 7 : 94 (1870).

Hermaphroditic or andromonoecious, glabrous, unarmed treelets or small trees. Leaves imparipinnate, alternate, clustered at branch ends; leaflets entire to remotely dentate (to deeply lacerate in juvenile foliage of some species); rachis not articulated; petiole with an expanded, clasping base with membranous or scarious margins. Inflorescence a panicle of umbellules, terminal, erect or pendent, the pedicels free or basally united into groups of 2-4, articulated below flowers. Flowers hermaphroditic and protandrous, often also functionally staminate, actinomorphic. Sepals 5, united below into a short tube, the lobes valvate. Petals 5, imbricate, keeled within, narrowly clawed toward the base. Stamens 5, the anthers with 4 thecae, dorsifixed. Ovary inferior, 2-carpellate, surmounted with a small, depressed conic nectar disk, the styles 2, free, erect at anthesis, spreading as the clavate stigmas become receptive. Fruit a drupe, crowned by the persistent calyx and styles; exocarp fleshy, with large secretory oil ducts, the endocarp papery; endosperm with shallow longitudinal grooves, not ruminate.

Delarbrea, a well defined genus with six species (two of which are divided into two subspecies each), is centered in New Caledonia, with one species endemic to Queensland, Australia; only *D. paradoxa* subsp. *paradoxa* is more widely distributed, extending through Vanuatu and the Solomon Islands across Malesia (LOWRY, 1986*a*, 1986*b*). The genus is part of a closely related group that also includes the New Caledonian endemics *Myodocarpus* and *Pseudosciadium*. This assemblage, defined by several characters, including the presence of very characteristic secretory oil ducts in the fruit, probably represents a particularly old lineage within *Araliaceae* (LOWRY, 1986*a*).

1. Delarbrea paradoxa Vieillard

Bull. Soc. Linn. Normandie 9 : 343 (before 7 Apr 1865). Type : *Vieillard 627 "A"*, New Caledonia, Ad montes, prope Wagap (lecto-, P!; isolecto-, BM!, K!, NSW!, P!; designated by LOWRY, Allertonia 4 : 176, 1986).

subsp. paradoxa

Cupania juglandifolia SEEM., Fl. Vit. : 46 (Jun 1865). Type : *J. R. & G. Forster s.n.*, New Caledonia (lecto-, BM!; isolecto-, BM!, LIV!; designated by LOWRY, Allertonia 4 : 176, 1986).
Delarbrea lauterbachii HARMS, *in* K. SCHUM. & K. LAUTERB., Fl. Schutzgeb. Südsee : 485 (1900). Type : *Lauterbach 3034*, Indonesia, Moluccas, Kepulauan Banda, Bandanaira (= Bandaneira), Aug 1899 (holo-, B, presumably destroyed; iso-, L!).
Delarbrea paradoxa VIEILL. var. *balansae* VIGUIER, J. Bot. (Morot), Sér. 2, 3 : 55 (1910-1913, but distributed in 1925; cf. M. L. GREEN, Bull. Misc. Inform. 1928 : 155-156, 1928). Type : *Balansa*

2209a, New Caledonia, Collines ferrugineuses situées à l'embouchure de la rivière Ouaïlou (Houaïlou), (lecto-, P!; isolecto-, P!; designated by LOWRY, Allertonia 4 : 176, 1986).

Delarbrea paradoxa VIEILL. var. *macrophylla* VIGUIER, J. Bot. (Morot), Sér. 2, 3 : 55 (1925). Type : *Balansa 977*, New Caledonia, Bois des environs de Bourail, terrains schisto-feldspathiques (lecto-, P!; isolecto-, A!, P (3 sheets)!, Z!; designated by LOWRY, Allertonia 4 : 176, 1986).

Andromonoecious treelets or trees 1.5-10 m tall. Leaves (35-)40-70(-85) cm long; leaflets 11-19, narrowly ovate to elliptic-oblong, usually strongly folded adaxially along the midvein, dark green above and beneath, often appearing mottled when dry, with adjacent areas outlined by the evident tertiary venation of different colors, membranous to subcoriaceous, narrowly ovate or elliptic-oblong, often falciform, especially when pressed, 10-22 × (3.5-)4-8 cm, the lowermost reduced, the apex acute to obtuse, the margin entire, often undulate, to deeply lacerate or pinnatifid in juvenile foliage, the base truncate to cordate; petiolules 5-15 mm long; petiole terete, often lenticellate. Inflorescence pendent, covered throughout with a gray-brown, corky, exfoliating periderm, the bractlets 1-10 mm long, scarious, triangular or subulate to elliptic or linear-ovate, persistent or early caducous, the primary axis 35-60 cm long, 2-10 mm in diam. at the base, secondary axes 9-45, scattered, (3-)6-30 cm long, each with a terminal umbellule of hermaphroditic flowers and usually 1-15(-20) lateral umbellules of staminate or hermaphroditic flowers, when hermaphroditic occasionally also with 1-3 umbellules of usually staminate flowers borne along the peduncle, peduncles (tertiary axes) 0.5-4.5 mm long, umbellules 12-30(-40) mm in diam. (those with staminate flowers 6-12 mm), with (15-)20-40 flowers, bractlets of the secondary axes and involucre (3-)5-10 mm long, elliptic to linear-ovate, adaxially concave, early caducous, the pedicels (2.5-)3-10 mm long, often basally united in fascicles of 2-4(-5). Sepals yellow green, the lobes 0.5-0.8 mm long. Petals yellow green, 1.6-2.2 mm long. Filaments 1.5-2.2 mm long, yellow green, anthers 1-1.5 mm long. Ovary 1-1.6 mm long at anthesis, styles 0.8-1.2 mm long at anthesis, expanding slightly to 1.5(-2) mm in fruit (0.2-0.5 mm in staminate flowers). Mature fruit purplish black, globose to ovoid, 6-10 mm long, smooth or irregularly ribbed when dry.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : VANUA-LAVA : Sisiol, *Bourdy 901* (P, PVNH). Without precise locality, 200 m, *Kajewski 412* (A, BISH, BRI, K, NY, P). GAUA : Sentier qui mène au Lac Letes, 20 m, *Bourdy 921* (P, PVNH). — SANTO : Hog Harbour, *I. & Z. Baker 72* (BM); *295* (A, BM). Ouest vallée de la Poua, 800 m, *Cabalion 2892* (P, PVNH). Mt. Tabwemasana, *Bourdy 1223* (NOU, P, PVNH); *Gillison & Beveridge RSNH 3521* (A, K, NOU, NSW, P, PVNH); contrefort N.O., forêt de crête, 1600 m, *J. Raynal RSNH 16352* (K, NOU, NSW, PVNH). Vallée de la Pialapa, 420 m, *Suprin 324* (NOU, P); crête N.O., 1400 m, *Vieillon 2442* (NOU, P). — AOBA : Without precise locality, *Morrison s.n.* (K). — PENTECOST : Vallée au Sud de Melsisi, *Cabalion 1160* (NOU). — MALEKULA : Tisbel, *N. Hallé RSNH 6310* (P). — EPI : Mt. Savie, Baie Nelson, 450 m, *Aubert de la Rüe s.n.* (P). Côté Sud du relais radio, Burumba, *Cabalion 929* (NOU, P). — EFATE : Near Rentapao, 5 m, *Green RSNH 1096* (K, NOU, NSW, P, PVNH). Vallée de Port-Vila, *Levat s.n.* (P). — ERROMANGA : Fedmoghum Sud, 300 m, *Cabalion 1474* (NOU, P, PVNH). Potiraousak, 330 m, *Cabalion 1699* (NOU, PVNH). Ipota, *Cabalion 2160* (PVNH). Potnarhvin, bord de chemin, 800-1000 m, *Cabalion 2186* (PVNH). Nouankao River, 150 m, *Chew RSNH 124* (K, NOU, NSW, P, PVNH). Vicinity of Nouankao Camp, 150 m, *Green RSNH 1275* (K), *1277* (A, K, NOU, NSW, P, PVNH). Dillon Bay, sea level, *Kajewski 269* (A, BRI, K, NY, P, US). Summit of peak S from Dillon's Bay, *Morrison s.n.* (A, K). Au N du Camp du km 17, 450 m, *J. Raynal RSNH 16218* (K, NOU, NSW, PVNH). Without precise locality, 200-300 m, *Schmid 3156* (NOU). — ANEITYUM : Without precise locality, forêt néphéliphile de crête, 600 m, *Schmid 3921* (NOU, P). In vicinioribus Anawounamalo, malo per setitam ad rivum Inwa Lelgey, 10-180 m, *Bernardi 12945* (G, K, L, NOU, P). Ridge between Nichiemhang and Nepeso valleys, N.N.E. of Angelgashat, 200 m, *Chew RSNH 65* (K).

Delarbrea paradoxa subsp. *paradoxa* is by far the most common and wide-ranging member of the genus. Evidence suggests that it evolved in New Caledonia and reached areas to the north and west by long-distance dispersal, to which it appears to be well adapted (LOWRY, 1986*a*).

Throughout most of its range, *D. paradoxa* subsp. *paradoxa* occurs in rain forests, although in New Caledonia it occupies a broader range of habitat types. In Vanuatu, the subspecies is generally found from near sea level to about 600 m, although several collections have been taken from Mt. Tabwemasana on Santo from elevations ranging up to 1600 m. Flowering appears to peak between April and August, with fruiting generally from July to January.

5. POLYSCIAS J. R. & G. Forster

Gen. Pl. : 63 (1776).
Eupteron MIQ., Pl. Jungh. 3 : 423 (1855); Fl. Ind. Bat. I (1) : 762 (1856).
Nothopanax MIQ., Pl. Jungh. 3 : 425 (1855); Bonplandia 4 : 139 (May 1856); Fl. Ind. Bat. I (1) : 765 (1856).
Irvingia F. MUELL., Fragm. 5 : 17 (1865); *non* HOOK. f. (1860).
Botryopanax MIQ., Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 1 : 5 (1863).
Kissodendron SEEM., J. Bot. 3 : 201 (1865).
Tieghemopanax VIGUIER, Bull. Soc. Bot. France 52 : 305 (1905).
Bonnierella VIGUIER, Bull. Soc. Bot. France 52 : 314 (1905).
Palmervandenbroekia GIBBS, Arfak : 162 (1917).
Montagueia E. G. BAKER, *in* RENDLE et al., J. Linn. Soc., Bot. 45 : 291 (1921).
Gelibia HUTCH., Gen. Fl. Pl. 2 : 57 (1967).

Hermaphroditic, andromonoecious or dioecious, glabrous to tomentose or furfuraceous, unarmed shrubs or trees. Leaves imparipinnate to 2-3-pinnate (occasionally unifoliolate), alternate; leaflets entire to deeply divided; rachis generally articulated; petiole often with an expanded, clasping, alate leaf sheath at the base (lacking in some species). Inflorescence generally a panicle or corymb of umbellules, capitula or racemules, terminal, erect or pendent, the pedicels articulated below flowers. Flowers hermaphroditic and protandrous, or unisexual, actinomorphic. Sepals 4-5(-8 or more), usually forming an undulate or slightly lobed rim, often with a minutely dentate margin. Petals 4-5(-8 or more), valvate. Stamens 4-5(-8 or more), the anthers dorsifixed. Ovary inferior, 4-5(-8 or more)-carpellate, surmounted by a fleshy nectar disk, the styles as many as the carpels, free and erect at anthesis, then spreading as the stigmas become receptive, or united to form a rostriform stylopodium. Fruit a drupe, crowned by the persistent calyx rim and the styles or stylopodium; exocarp fleshy, the endocarp chartaceous; endosperm rugose, unevenly rough or fissured, rarely smooth.

Polyscias comprises about 150 species occurring throughout much of the Old World tropics, with centers of diversity in the Pacific Islands (especially New Caledonia), Malesia, and Madagascar. The genus is here considered to include species of *Araliaceae* with pinnate leaves and an articulated pedicel. As so defined, *Polyscias* includes a number of segregate genera, most of which appear to have been defined either on the basis of rather minor characters, or in an artificial manner using features that have evolved independently in several lineages. While some of these species groups probably deserve recognition as infrageneric taxa

(cf. PHILIPSON, 1979), they are not treated formally here for lack of a more complete analysis of relationships within *Polyscias*.

KEY TO THE SPECIES

1. Leaves once pinnate (occasionally unifoliolate in no. 5).
 2. Petiole smooth to the base, without an alate leaf-sheath.
  3. Leaves not exceeding 40 cm long, styles of the female flowers and fruits united for greater than half their length, forming an evident stylopodium .... 1. *P. cissodendron*
  3′. Leaves greater than 75 cm long, styles free nearly to the base, not forming an evident stylopodium .... 2. *P. schmidii*
 2′. Petiole bases with an alate leaf-sheath extending for ca. 1/5-1/3 of its length.
  4. Hermaphroditic flowers and fruits with 2 (rarely 3) styles and carpels; indigenous species.
   5. Flowers and fruits sessile or with a short pedicel less than 2 mm long. 3. *P. multijuga*
   5′. Flowers and fruits with a slender, filiform pedicel 7-20(-25) mm long. 4. *P. samoensis*
  4′. Hermaphroditic flowers and fruits with 3-5 (rarely 2) styles and carpels; cultivated species.
   6. Leaflets 1-5, blades widely elliptic to oblate or reniform, apex rounded, base shallowly cordate to convex (rarely rounded-truncate) .... 5. *P. scutellaria*
   6′. Leaflets 5-15, blades elliptic to oblong, base and apex obtuse to acute or acuminate.
    7. Margins of the leaflets entire to coarsely lobed .... 6. *P. cumingiana*
    7′. Margins of the leaflets sharply serrulate .... 7. *P. guilfoylei*
1′. Leaves irregularly 2-3-pinnate, with evident marginal teeth.
 8. Leaflets variable in shape, but some generally elliptic to oblong, the marginal teeth rarely exceeding 5 mm long .... 7. *P. guilfoylei*
 8′. Leaflets lanceolate, 3-6 times as long as broad, the marginal teeth irregular, at least some 5-10 mm long .... 8. *P. fruticosa*

1. **Polyscias cissodendron** (C. Moore & F. Muell.) Harms

In ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894). Type : Australia, Lord Howe Island (not seen).

Panax cissodendron C. MOORE & F. MUELL., Fragm. 7 : 96 (1870).
 — *Tieghemopanax cissodendron* (C. MOORE & F. MUELL.) VIGUIER, Bull. Soc. Bot. France 52 : 311 (1905).

Panax myriophyllus BAILLON, Adansonia 12 : 152 (1878). Type : *Balansa 631*, New Caledonia, forêts situées au-dessus de la ferme modèle, près de Nouméa (holo-, P!).
 — *Tieghemopanax myriophyllus* (BAILLON) VIGUIER, Bull. Soc. Bot. France 52 : 311 (1905).

Tieghemopanax microcarpus VIGUIER, Bull. Soc. Bot. France 52 : 110 (1905). Type : *Balansa 3378*, New Caledonia, forêts situées à l'ouest de Canala, vers 600 m (lecto-, P!; isolecto-, P!; here designated).

Polyscias monticola HARMS, Bot. Jahrb. Syst. 39 : 216 (1906). Type : *Schlechter 15605*, New Caledonia, auf den Bergen bei Ou Hinna, 700 m (holo-, B, presumably destroyed; iso-, BR!, G!).
 — *Tieghemopanax monticola* (HARMS) VIGUIER, J. Bot. (Morot), Sér. 2, 3 : 68 (1910-1913, but distributed in 1925, cf. M. L. GREEN, Bull. Misc. Inform. 1928 : 155-156, 1928).

Montagueia haplostemon E. G. BAKER, *in* RENDLE et al., J. Linn. Soc., Bot. 45 : 291 (1921). Type : *Compton 1897*, New Caledonia, Poampai, forest margins, 1500 ft., shales (holo-, BM!).

Tieghemopanax neo-ebudarum GUILLAUMIN, J. Arnold Arbor. 12 : 264 (1931). Type : *Kajewski 291*, Vanuatu, Erromanga, Dillon Bay (lecto-, A!; isolecto-, BISH!, BRI!, K!, NY!, P!; designated by SMITH & STONE, J. Arnold Arbor. 49 : 444, 1968).
 — *Polyscias neo-ebudarum* (GUILLAUMIN) B. C. STONE, Taxon 14 : 285 (1965).

Dioecious treelets or trees (1.5-)2-12 m tall (to 20 m outside Vanuatu). Leaves (9-)15-35 (-40) cm long; leaflets 5-13(-15), dark green above, paler beneath, papyraceous, ovate, sometimes narrowly so, the lateral ones often strongly oblique to nearly falciform, (3-)4-9 × (1.5-)2-5 cm, the apex acuminate (rarely acute), the margin coarsely crenulate to sub-entire, slightly thickened but rarely revolute, the base acute or obtuse to truncate or occasionally subcordate, often strongly oblique; petiolules 3-12 mm long; rachis unarticulated at petiolule bases; petiole 14-17(-18) cm long, without an alate leaf sheath at the base. Inflorescence terminal, erect, conical to rounded, glabrous to sparsely puberulent throughout, the bractlets and involucre very early caducous, lanceolate-subulate, 0.5-1.5 mm long, the primary axis 10-35 cm long, the secondary axes ca. 10-25, scattered, (3-)6-22 cm long (the upper ones reduced), the tertiary axes (peduncles) 6-30 per secondary axis, scattered throughout the distal 3/4, 5-20 mm long, each bearing a terminal umbellule of 5-9 flowers and often 1-3(-4) laterally arranged flowers (or rarely lateral umbellules), the pedicels of the pistillate flowers 2-4 mm long, 0.3-0.6 mm in diam., stiff, especially in fruit, those of the staminate flowers 0.5-2.5 mm long, 0.1-0.3 mm in diam., slender. Calyx cupuliform, 0.2-0.4 mm high, the rim undulate and occasionally irregularly 5-denticulate, hyaline. Corolla in bud narrowly triangular to acuminate in pistillate flowers, ovate to broadly ovate in staminate flowers, the petals 5 (very rarely 4), in pistillate flowers ascending to spreading at anthesis, pale green to yellowish, ovate to narrowly lanceolate, 0.8-1.2 mm long, in staminate flowers spreading to recurved or reflexed at anthesis, light green often tinged with yellow or pink, or deep red to purple, ovate to narrowly ovate and adaxially concave, 1-2.2 mm long. Stamens ascending at anthesis (lacking in pistillate flowers), the filaments 0.8-1.5(-1.8) mm long, the anthers yellow, 0.8-1.8 mm long. Ovary of pistillate flowers 2-carpellate, urniform-turbinate and 1.2-1.5 mm high at anthesis, vestigial and forming a slender stipe 0.6-2 mm long in staminate flowers; styles 2, united for greater than half their length to form an evident stylopodium, 0.8-1.1 mm long with the free arms erect to ascending at anthesis, expanding in fruit to 2-2.5 mm long as the free arms become divaricate to recurved (styles vestigial and undivided in staminate flowers). Mature fruit laterally compressed, medium to olive green, becoming dark purple to blackish, ovate or depressed-ovate to orbicular or oblate, 2.5-3.3(-3.5) mm high, 2.8-4 mm wide, the base sometimes subcordate, ribs well developed when dry.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : VANUA-LAVA : Au-dessus de la rivière Chelva, *Morat 7474* (NOU, P, PVNH). Without precise locality, 500 m, *Morat 7445* (MO, NOU, P, PVNH). — SANTO : Au-dessus d'Ipayato, sur le sentier de Pic Santo, *Bourdy 1104* (K, NOU, P, PVNH). Cumberland, crête entre rivière Piamegou et Piamaéto, 1000 m, *Cabalion 895* (NOU, PVNH). Mt. Tabwemasana, 1800 m, *Cabalion 2818* (NOU, P, PVNH); summit, 1879 m, *Gillison & Beveridge RSNH 3522* (K, MO, P, PVNH); 1600-1800 m, *MacKee 24168* (K, P); entre les deux sommets, 1800 m, *J. Raynal RSNH 16346* (A, K, NOU, PVNH); sommet, 1879 m, *Veillon 2466* (NOU, P); *Veillon RSNH 4559* (K, P, PVNH). — ERROMANGA : Pontutu, *Bourdy 200* (NOU, P, PVNH). Dillon's Bay, 300 m, *Cabalion 1057* (NOU, PVNH). Village de Pumpier, Potiraousak, 330 m, *Cabalion 1650* (NOU, P, PVNH). Potnarhvin, bord du chemin de Cook Bay, 120 m, *Cabalion 2188* (K, NOU, P, PVNH). Ipota, *Cabalion 2348* (PVNH). Tableland, 24 Jul 1896, *Morrison s.n.* (K); 16 Jul 1896, *Morrison s.n.* (K). — TANNA : Centre Brousse, *Morat 5890* (NOU, P); *5932* (NOU, P). — ANEITYUM : Entre Port Patrick et Ounwetch, *Bourdy 423* (PVNH). Crête descente sud du Mt. Ougapnaeruk, 500-600 m, *Cabalion 1991* (NOU, PVNH). Anelgaohat and vicinity, 100 m, *Chew RSNH 78* (K, NOU, P, PVNH). Anelgauhat Bay, 60 m, *Kajewski 749* (A, BISH, BRI, K, MEL, NY, P, US); up to 600 m, *977* (coll. J. P. WILSON) (A, BISH, BRI, K, NY, P, US). Without precise locality, 300 m, *Schmid 3747* (NOU).

Polyscias cissodendron is one of the most characteristic and widespread members of the genus in the southwest Pacific, extending from the Santa Cruz Islands in the southeastern Solomon Island through Vanuatu and New Caledonia to Lord Howe Island. LOWRY et al. (1986) summarized the synonymy presented above, and included *Montaguiea haplostemon*, originally described as a monotypic genus of *Anacardiaceae* based on a specimen from a staminate individual.

In Vanuatu this species occurs in rain forests and seconday forests, from near sea level to 1879 m at the summit of Mt. Tabwemasana on Santo. Fertile material has been collected during most months, but flowering and fruiting appear to peak between June and September. On New Caledonia *P. cissodendron* is restricted to non-ultrabasic soils, one of several features that distinguishes it from its closest apparent relative, *P. dioica* (Vieill.) Harms.

2. **Polyscias schmidii** Lowry, *sp. nov.* — Fig. 3.

Arbor, foliis compositis pennatis 80-90 cm longis; foliolis 23, ovatis, 7-11 × 3.5-6 cm, apice anguste acutis, integris, basi truncato-rotundata vel subcordata; rachide articulato; petiolo 17-20 cm longo et 4.5-6 mm in diam., basi a vagina alata nudata. Inflorescentia femina omnis dense puberula, axibus secundariis circa 15 in longitudinem ad 5-10 cm aequantibus, tertiariis illis 15-20 in quoque axe secundario, 4-8 mm longis, ab umbellula terminatis sed etiam a floribus 1-2 lateralibus bracteolarum in axilla mox caducearum quarum cicatrices semper conspicuae sunt. Ovarium, carpellis 2(-3), stylis libris ad basin propemodum. Fructus juvenalis lateraliter compressus, ample ellipticus vel orbicularis, 3.8-4.2 mm in altitudinem aequans.

Dioecious (?) trees. Leaves 80-90 cm long; leaflets 23, papyraceous, ovate, the lateral ones strongly oblique, nearly falciform, 7-11 × 3.5-6 cm, the apex narrowly acute, the margin entire and irregularly undulate, very slightly thickened, minutely revolute, especially in the lower half, the base truncate-rounded to subcordate, strongly oblique; petiolules 5-15 mm long; rachis articulated at petiolule bases; petiole 17-20 cm long, 4.5-6 mm in diam., without an alate leaf sheath at the base. Female inflorescence terminal, erect, compact, densely puberulent throughout, the bractlets linear-subulate, early caducous, the primary axis 10-15 cm long, the secondary axes ca. 15, scattered, 5-10 cm long, the tertiary axes (peduncles) ca. 15-20 per secondary axis, scattered, 4-8 mm long, and bearing a terminal umbellule of 9-12 flowers and 1-2 laterally disposed flowers, and subtended by a caducous bractlet leaving an evident scar, the pedicels 1.8-3 mm long, 0.4-0.6 mm in diam., stiff in fruit. Calyx shallowly cupuliform, 0.2-0.3 mm high, the rim undulate and irregularly 5-denticulate, not hyaline. Corolla and stamens unknown. Ovary 2(-3)-carpellate; styles 2(-3), free nearly to the base, erect to divergent just after anthesis, 0.8-1 mm long. Developing fruit laterally compressed (or triangular, with the faces somewhat concave, in 3-carpellate flowers), widely elliptic to orbicular, 3.8-4.2 mm high, the base rounded to very shallowly subcordate, the ribs weakly developed.

TYPE: *Schmid 3162 "A"*, Vanuatu, Erromanga, without precise locality, forêt à Kaoris, 200-300 m (holo-, P! (mounted on 2 sheets); iso-, K! (mounted on 2 sheets), MO!).

While the somewhat incomplete type specimen appears to represent the only available material of this poorly known plant, it is more than sufficient to permit the description of *P. schmidii* as a new species. Additional collections, especially of staminate material, would be very useful for expanding the description presented here.



Fig. 3. — **Polyscias schmidii** : **A**, leaf × 0.3 ; **B**, infructescence × 0.3 ; **C**, umbellule in fruit × 3 ; **D-F**, fruit × 4.

Polyscias schmidii appears to form part of a group of closely related taxa that also includes two as yet undescribed species from New Caledonia (*P. nitida* Lowry, ined., and *P. nothisii* Lowry, ined.), from which it can be distinguished by a number of characters, including those summarized below :

	P. schmidii	*P. nitida*	*P. nothisii*
Leaflets :			
Number :	21	21	9-17(-19)
Size (cm) :	7-11 × 3.5-6	8.5-11 × 3-6.5	4.5-8(-10) × 1.5-4.3
Margin :	entire	coarsely dentate at base	entire to remotely crenate at base
Petiole diam. (mm) :	4.5-6	5	2.5-3.5
Female Infl. :			
2° axes (mm) :	5-10	12-13	7-11.5
3° axes (mm) :	4-8	6-8	3-4.5
3° axes :	with 1-2 laterally disposed fls. subtended by a caducous bractlet leaving an evident scar	lacking laterally disp. fls. or bract scars	lacking laterally disp. fls. or bract scars

Among the several specimens labeled as *Schmid 3162*, one clearly is a leaf of *Delarbrea paradoxa* Vieill. subsp. *paradoxa*, which presumably was included by error. I have therefore marked specimens referable to the present new species as *Schmid 3162 "A"*, and have labeled the remaining sheet as *3162 "B"*.

This species is named in honor of Monsieur Maurice SCHMID, Head of the Botany Section of ORSTOM, Nouméa, from 1964 to 1975, and currently at the Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, who collected the type material on one of his many trips to Vanuatu.

3. **Polyscias multijuga** (A. Gray) Harms

In ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894). Type : *U. S. Expl. Exped. s.n.*, Fiji, Vanua Levu, Mbua Prov., Mbua Bay ("Sandalwood Bay") (lecto-, US!; isolecto-, GH!, US!; here designated).

Paratropia multijuga A. GRAY, Bot. U. S. Expl. Exped. 1 : 722 (1854).
— *Nothopanax multijugum* (A. GRAY) SEEM., Fl. Vit. : 115 (1865).
— *Panax multijugus* (A. GRAY) BENTH. & HOOK., Gen. Pl. 1 : 938 (1867).

Tieghemopanax nusedhul GUILLAUMIN, J. Linn. Soc., Bot. 51 : 554 (1938). Type : *I. & Z. Baker 13a*, Vanuatu, Santo, Hog Harbour, 24 Jan 1934 (lecto-, BM!; isolecto-, P (fragm.)!; here designated).
— *Polyscias nusedhul* (GUILLAUMIN) B. C. STONE, Taxon 14 : 285 (1965).

Tieghemopanax excelsa GUILLAUMIN, J. Linn. Soc., Bot. 51 : 554 (1938). Type : *I. & Z. Baker 13*, Vanuatu, Santo, Hog Harbour, 25 m, 30 Oct 1933 (holo-, BM!; iso-, P (fragm.)!).
— *Polyscias excelsa* (GUILLAUMIN) B. C. STONE, Taxon 14 : 285 (1965).

Hermaphroditic (or possibly andromonoecious) trees (2-)3-15 m tall. Leaves 50-100 cm long; leaflets 13-21(-25), papyraceous to thinly coriaceous, narrowly oblong-ovate to elliptic-ovate (the lowermost 1-2 pairs often widely elliptic-ovate), the lateral ones often strongly oblique to nearly falciform, 11-25 × 3.5-10(-12) cm, the apex narrowly acute to acuminate or cuspidate, the margin entire and minutely revolute, the base rounded or truncate to shallowly

cordate and often strongly oblique; petiolules stout, 2-40(-50) cm long; rachis articulated at petiolule bases; petiole stout, 10-30(-35) cm long, enlarged and clasping at the usually lenticellate base, evidently alate for 5-14(-20) cm with coriaceous to membranous, occasionally revolute wings. Inflorescence terminal, erect, glabrous throughout, the primary axis stout, often lenticellate, (15-)40-150 cm long, secondary axes 3-8(-10), scattered or irregularly grouped, (10-)30-90 cm long, each subtended by a coriaceous, adaxially concave, triangular to ovate-lanceolate, acute to acuminate bract 15-40 cm long, the tertiary axes ca. 20-50 per secondary axis, scattered or irregularly grouped, each 5-23 cm long at maturity, subtended by a coriaceous, adaxially concave, ovate to ovate-lanceolate, acuminate bractlet 2-20 mm long, and bearing ca. 25-40 scattered, racemosely disposed umbellules, the peduncles 0.5-6 mm long (or occasionally sub-sessile), each subtended by a small, lanceolate-subulate, acute to acuminate bractlet 0.5-2.5 mm long, and bearing (1-)2-10 hermaphroditic (or occasionally some apparently functionally staminate), protandrous flowers, the pedicels 0.2-1.2 mm long (or the flowers sometimes sessile). Calyx broadly cupuliform, 0.2-0.4(-0.6) mm high, the rim undulate and often irregularly 5-denticulate, hyaline. Corolla oblong-elliptic to sub-globose and often tinged pinkish in bud, the petals 5, spreading to recurved at anthesis, greenish white to pale yellow, ovate to oblong-ovate, 1.8-2.5 mm long. Stamens ascending at anthesis, the filaments 0.5-0.8 mm long, the anthers white to pale yellow, 0.8-1.5 mm long. Ovary 2-carpellate, broadly urniform, 0.6-0.8 mm high at anthesis; styles 2, united only in the basal 1/3, 0.4-0.6 mm long and with the free arms erect at anthesis, diverging and expanding slightly as they become receptive, then recurving and elongating in fruit to 0.6-1.5 mm long. Mature fruit laterally compressed, purple, elliptic, orbicular or oblate to depressed ovate, 2.8-3.5 mm high, 3-3.5 mm wide (to 5.5 × 6 mm outside Vanuatu), ribbed when dry, the base obtuse to truncate.

ADDITIONAL MATERIAL. — SANTO : Hog Harbour, *I. & Z. Baker 71a* (BM, P). Au-dessus d'Ipayato sur le sentier de Pic Santo, *Bourdy 1101* (NOU, P, PVNH). Vallée de la Pialapa, rive droite, proximité du campement principal, 200 m, *Suprin 285* (NOU, P). — MALEKULA : S.W. Bay, Lemnapyang Peninsula, 200-300 m, *Chew 382* (K, P, PVNH).

SMITH & STONE (1968) circumscribed *Polyscias multijuga* to include only populations from Fiji, Tonga, and Niue, and followed STONE (1965) in maintaining *P. nusedhul* and *P. excelsa* as related but distinct species endemic to Vanuatu, citing a number of character in support of this interpretation. A re-examination of the older collections from Vanuatu, supplemented with some newly available material, however, clearly shows that these plants fall well within the limits of morphological variability of *P. multijuga*, and must be included therein. In particular, leaflets with cordate bases similar to those found in the type material of both *P. nusedhul* and *P. excelsa* can be seen on certain collections of *P. multijuga* from Fiji cited by SMITH & STONE (e.g., *Smith 122* and *Smith 4837*). Furthermore, while the type of *P. nusedhul* does indeed have subsessile flowers, SMITH & STONE indicated that this character also occurs in *P. multijuga*, as defined by them.

More recently, *P. multijuga* has also been collected from the Territory of Wallis and Futuna, extending the range of this species nearly 400 km to the north (cf. MORAT et al., 1985). The available material from this area is cited below :

WALLIS : environ du Lac Nanumaha, *Veillon 5161* (P). — FUTUNA : Fakaki, *Hoff 3996* (P). Alo, littoral, *MacKee 19874* (P). Leava, *Yen 452* (BISH, P). — ALOFI : Mua, *Hoff 4131* (P). Without precise locality, *Morat 7243* (P).

Collections from Vanuatu indicate that *Polyscias multijuga* occurs in primary and disturbed forest from near sea level to perhaps 300 m, although it would not be surprising if it extends to higher elevations and other vegetation types, since populations in Fiji, Tonga and Niue have been collected to 1100 m and from a wide range of primary forest types and second-growth habitats.

4. **Polyscias samoensis** (A. Gray) Harms

In ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894). Type : *U. S. Expl. Exped. s.n.*, Samoa, "Savai'i and Tutuila" (holo-, US!, no. 47923 ; iso-, BM (fragm.)!, GH!).
Panax samoense A. GRAY, Bot. U. S. Expl. Exped. 1 : 717 (1854).
— *Nothopanax samoense* (A. GRAY) SEEM., Fl. Vit. : 116 (1865).
Arthrophyllum kaltenbachii RIEDL-DORN & RIEDL, Linzer Biol. Beitr. 18 : 374 (1986). Type : *J. McGillivray 51*, Vanuatu, Aneityum (holo-, W!; iso-, BM!).

Andromonoecious shrubs or small trees to 7 m tall. Leaves (25-)35-100 cm long; leaflets 11-17, papyraceous, elliptic-ovate to nearly oblong, the lateral ones often oblique, (6-)8-23 × (2.5-)3-11 cm, the apex acuminate (occasionally shortly so), the margin entire to irregularly undulate, slightly thickened and often minutely revolute, the base rounded or truncate to subcordate, often somewhat oblique; petiolules slender, 6-25(-30) mm long; rachis enlarged but not evidently articulated at petiolule bases; petiole slender, 8-20 cm long, clasping at the base and alate for 2.5-8 cm with narrow, membranous wings. Inflorescence terminal, erect, glabrous throughout, the primary axis short (perhaps to 20 cm long), the secondary axes several (3-7?), generally aggregated in loose whorls, 18-35 cm long, each subtended by an early caducous bract, the tertiary axes (peduncles) 18-25 per secondary axis, usually borne together in groups to form several pseudoverticils and a terminal umbel, each (15-)30-80 mm long, subtended by a linear-lanceolate, eventually caducous bractlet 5-10 mm long, and bearing a terminal umbellule of 5-11 hermaphroditic (or occasionally some functionally staminate), protandrous flowers and often 1-2(-4) laterally disposed flowers (or rarely the axis branched again to form 2-4 fourth-order umbellules), the pedicels very slender, filiform, 7-15 mm long at anthesis, expanding in fruit to 20(-25) mm long. Calyx very broadly cupuliform, shallow, 0.2-0.5 mm high, the rim undulate and irregularly 5-denticulate, hyaline. Corolla oblong-elliptic and dark purple in bud, the petals 5, ovate-lanceolate, 2.5-3.5 mm long (smaller in staminate flowers). Stamens ascending at anthesis, the filaments slender, less than 0.5 mm long, the anthers 1.3-1.7 mm long (smaller in staminate flowers). Ovary 2-carpellate (vestigial in staminate flowers), weakly oblate or orbicular to widely ovate, 1.5-2.5 mm high at anthesis; styles 2, free nearly to the base, erect and appressed at anthesis, diverging as they become receptive, then recurving strongly and expanding in fruit to 1.5 mm long. Mature fruit laterally compressed, oblate to orbicular or ovate-orbicular, 6-7 mm high, 6-7.5 mm wide, the conspicuous nerves often tinged reddish to purple, the base rounded to subcordate.

ADDITIONAL MATERIAL. — PENTECOST : Bunlap, *Barrau NH 52* (P). — NGUNA : Sommet du volcan, 590 m, *Cabalion 917* (NOU). — EFATE : Toukoutouk, 200 m, *Schmid 5076* (NOU, P). — ERROMANGA : Potnarhvin, côté N du village, 5 m, *Sam 226* (NOU, P, PVNH). — ANEITYUM : Coast to Saddle Mt., *L. E. Cheesman A. 106* (BM, P).

Polyscias samoensis is very distinctive and can easily be separated from other members of the genus in the Pacific region by its long, slender pedicels and conspicuously nerved, 2-carpellate fruits. It was previously though to be endemic to several islands in Samoa, although SMITH & STONE (1968) mentioned a fragmentary specimen at the British Museum collected on Aneityum in 1859 (i.e., the isotype of *Arthrophyllum kaltenbachii*), which they considered suggestive of *P. samoensis*. Additional material now confirms without any doubt that *P. samoensis* occurs on at least five island in Vanuatu, which raises the interesting question of why it is apparently absent from both Fiji and the Territory of Wallis and Futuna, with a resulting disjunction of over 2000 km.

The type specimen of *Arthrophyllum kaltenbachii*, recently described by RIEDL-DORN & RIEDL (1986), is clearly referable to *Polyscias samoensis*, and this new name must therefore be treated as a synonym. In any case, the specimen in question could not represent a species of *Arthrophyllum*, even though its presence in Vanuatu would have been logical on phytogeographic grounds (*Arthrophyllum* is currently known from New Caledonia, New Guinea, and extending from the Philippines and Indo-China to Nicobar Island), since it lacks the characteristic one-celled ovary that so clearly defines the genus.

Available label data on specimens of *Polyscias samoensis* from Vanuatu indicate that this species occurs from near sea level to about 600 m elevation. Flowering material has been collected in March and November, while specimens with fruit have been gathered in July and November.

5. **Polyscias scutellaria** (N. L. Burm.) Fosberg

Univ. Hawaii Occ. Papers 46 : 9 (1948). Type : Based on the Rumphian plate *31* (cf. MERRILL, 1917), which was incorrectly cited as plate *30* by BURMAN (1768) and FOSBERG (1948).

Crassula scutellaria N. L. BURM., Fl. Ind. : 78 (1768).
— *Nothopanax scutellarium* (N. L. BURM.) MERR., Interpret. Rumph. Herb. Amb. : 409 (1917).

Polyscias pinnata J. R. & G. FORST., Char. Gen. Pl. : 64, *tab. 32* (1776). Type : *W. Anderson s.n.*, Vanuatu, Tanna (lecto-, BM!; designated by STONE, Taxon 14 : 285, 1965).
— *Panax pinnatum* (J. R. & G. FORST.) BAILLON, Hist. Pl. 7 : 197 (1879); *non* A. RICH., Tent. Fl. Abyss. 1 : 335 (1847); *nec* LAM., Encycl. 2 : 715 (1788).

Aralia cochleata LAM., Encycl. 1 : 224 (1783). Type : Based on the Rumphian plate *31* (cf. SMITH & STONE, 1968 : 453).
— *Panax cochleatum* (LAM.) DC., Prodr. 4 : 253 (1830).
— *Nothopanax cochleatum* (LAM.) MIQ., Pl. Jungh. 3 : 425 (1855).

Polyscias umbellata SPRENGEL, *in* BIEHLER, Pl. Nov. Herb. Spreng. : 18, no. 136 (1807). Type : *Forster s.n.*, Vanuatu, Tanna (holo-, probably B (presumably destroyed); iso-, K!, UPS; cf. GARNOCK-JONES, Taxon 35 : 126, 1986).

Panax scutellarioides REINW. ex BLUME, Bijdr. : 880 (1826). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Panax conchifolium ROXB., Fl. Ind., ed. 2, 2 : 77 (1832). Type : Based on the Rumphian plate *31*.

Panax heyneanum G. DON, Gen. Syst. 3 : 385 (1835). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Panax forsteri DECNE. & PLANCH., Rev. Hort., Sér. 4, 3 : 105 (1854). Type : Based on *Polyscias pinnata* J. R. & G. Forst.

Nothopanax tricochleatum MIQ., Fl. Ind. Bat., Suppl. 1 : 340 (1860); MERRILL, Interpret. Rumph. Herb. Amb. : 409 (1917). Type : No type was cited and no authentic material has been located.
— *Polyscias tricochleata* (MIQ.) FOSBERG, Phytologia 5 : 290 (1955).
— *Polyscias scutellaria* (N. L. BURM.) FOSBERG cv. *Tricochleata* (MIQ.) SMITH & STONE, J. Arnold Arbor. 49 : 455 (1968).

Panax manguette VIEILL., Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 4, 16 : 66 (1862). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Panax rumphii HASSK., Abh. Naturf. Gesellsch. Halle 9 : 220 (1866). Type : Based on the description of *Scutellaria secunda latifolia* Rumph. (Herb. Amb. 4 : 76, 1743) according to MERRILL (1917); no type material appears to have been preserved.

Aralia polyscias SPRENG. ex SEEM., J. Bot. 6 : 138 (1868). Type : Based on *Polyscias umbellata* Spreng. (cited as *P. umbellata* Forst.).

Aralia rotundifolia hort. ex TRUFFAUT, Rev. Hort. 63 : 224 (1891). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Aralia balfouriana hort. ex ANDRÉ, Rev. Hort. 70 : 229 (1898). Type : No type was cited and no authentic material has been located.
— *Panax balfourii* (hort. ex ANDRÉ) SANDER, Cat. 1899 : 24 (1899).
— *Polyscias balfouriana* (hort. ex ANDRÉ) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Andromonoecious treelets or small trees 2-6(-7) m tall. Leaves (8-)13-40(-50) cm long; leaflets 1 (the leaves thus unifoliolate), 3 or 5 (rarely 2 or 4), dark green or yellow green above, paler beneath, papyraceous to subcoriacecous, widely elliptic to oblate or reniform, occasionally somewhat ovate or obovate, flat or sometimes adaxially concave and shallowly scutellate, (5-)6-20(-24) × (5-)6-20(-26) cm, the apex rounded (rarely slightly emarginate), the margin subentire to coarsely crenulate or shallowly serrate (occasionally to subpalmately lobed), slightly thickened and often minutely revolute, the teeth 1-2 cm distant in larger leaflets and sometimes conspicuously spinulose, the base shallowly cordate or convex (rarely rounded-truncate); petiolules (0.5-)1.5-5 cm long; rachis articulated at petiolule bases (including in unifoliolate leaves); petiole (3-)5-20(-30) cm long, enlarged and clasping at the base, evidently alate for 1-5(-6) cm with membranous wings. Inflorescence terminal, erect, glabrous throughout, the scarious bractlets early caducous, the primary axis stout, often lenticellate, 30-80 (-100) cm long, the secondary axes ca. 15-30, grouped in 2-4 verticils (occasionally opposite or irregularly scattered below), 15-50 cm long, tertiary axes (peduncles) ca. 7-30 per secondary axis, grouped in 4-6 often somewhat irregular verticils, each 2-18 mm long at maturity, with a terminal umbellule of (5-)8-25 hermaphroditic, protandrous flowers and functionally staminate flowers, and bearing 2-6 paired (or occasionally scattered to irregularly grouped), scarious, adaxially concave, deltate-triangular bractlets, each 0.5-1 mm long, the pedicels slender, 1.5-7 mm long. Calyx broadly cupuliform, 0.4-1.2 mm high, the rim undulate and irregularly 5-8-denticulate, hyaline. Corolla elliptic to subglobose in bud, the petals (4-)5-7(-9), spreading to recurved at anthesis, ovate-lanceolate, 1.6-2.5 mm long (somewhat smaller in staminate flowers). Stamens as many as petals, the filaments 0.5-1 mm long, the anthers cream white, 1.2-1.8 mm long. Ovary (2-)3-5-carpellate, obtriangular to broadly urniform, 0.5-1 mm high at anthesis; styles as many as carpels, free nearly to the base, 0.4-0.6 mm long and erect at anthesis, spreading and expanding slightly in fruit to 0.8 mm long. Mature fruit infrequently seen, subglobose to depressed-globose (somewhat triangular to quadrangular when 3- or 4-carpellate), 4-6 mm high, ribbed when dry.

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : Without locality, *Vienne s.n.* (NOU). — SANTO : Hog Harbour, *I. & Z. Baker 64* (BM); *I. Baker 261* (BM). Pialulup, *Bourdy 263* (K, NOU, P, PVNH). Cumberland, rivière Pialoraï, 10 m, *Cabalion 711* (NOU, P); *872* (PVNH). Vallée de la Pialoraï, *Morat 6418* (MO, NOU, P). Luganville, chez M. Goron, bord E de la rivière Sarakata, près du pont, *Suprin* 371 (NOU, P). — PENTECOST : Without precise locality, *Barrau s.n.* (P). Melsisi, 300 m, *Cabalion 779* (NOU). Loltong, plateau, 150 m au-dessus du village, *Cabalion 796* (NOU). Piste de Baie Barrier à Wali, *Morat*

5480 (NOU, P); *5481* (NOU). — MALEKULA : Lamap, 30 m, *Aubert de la Rüe s.n.* (P). Big Namba Country, 300 m, *T. F. Cheesman* (cited as *L. E. Cheesman* on the label, likely prepared later and in error) *27* (K). Without precise locality, *Herre 55* (F, NY), *69b* (F, NY). — EFATE : Without precise locality, *Barrau s.n.* (P); *Creston 115* (P). Port-Vila, *Levat s.n.* (P). Onesua, NE coast, 100 m, *Stone 2251* (BISH). — ERROMANGA : Happyland, *Bourdy 150* (PVNH). Ipota, 30 m, *Bourdy 245* (P, PVNH); terrain d'aviation, *Cabalion 2032* (PVNH). — ANEITYUM : Ithuma, *Morrison s.n.* (K).

The circumscription and taxonomic history of *Polyscias scutellaria* are complex, in large part because of the species' long history of cultivation, both by native peoples throughout the South Pacific and adjacent Malesia, and later as an ornamental plant in Europe, which has resulted in many forms with distinctive foliar characters that have often been described as separate taxa.

STONE (1965*a*), who discussed the typification of *Polyscias*, argued that *P. pinnata* J. R. & G. Forst. (which corresponds to the "type species" since its lectotype serves as the type specimen for the genus) could be maintained as distinct from *P. scutellaria* on the basis of a number of foliar and floral characters. This same conclusion was again upheld (STONE, 1965*b*) in a review of Micronesian *Polyscias*. After examining additional material, however, SMITH & STONE (1968) concluded that no morphological discontinuities could be discerned that would permit retaining *P. pinnata* as a distinct taxon, and consequently they placed it in synonymy under *P. scutellaria*, whose epithet has priority. This interpretation is completely consistent with observations made both as part of the present study and for a revision of *Araliaceae* for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, and is therefore followed here.

PHILIPSON (1979) also accepted the name *Polyscias scutellaria* for Indo-Malayan material that would fall within the concept adopted here, although he argued (p. 77) that the name *P. pinnata* J. R. & G. Forst. should be restricted to "Polynesian" plants (and presumably also Melanesian populations, which would include the type) that he felt were specifically distinct. Several facts suggest, however, that this interpretation resulted primarily from a confusion between *P. pinnata* J. R. & G. Forst. and its later homonym *P. pinnata* Lam. First of all, PHILIPSON (p. 75-76) states that he adheres "to the view which unites all forms having orbicular, usually bowl-shaped leaves under the concept of *P. scutellaria*", an interpretation that would require the inclusion of *P. pinnata* J. R. & G. Forst., whose type specimen clearly meets this criterion. Secondly, in his discussion under *P. scutellaria*, PHILIPSON (p. 75) states that STONE (1965*b*) "advanced evidence for uniting... trifoliolate plants with *P. pinnata* (= *P. cumingiana*)..." STONE, however, was referring to *P. pinnata* J. R. & G. Forst., while PHILIPSON includes only *P. pinnata* Lam. in his synonymy under *P. cumingiana*, restricting the former name to "Polynesian" plants considered to represent a distinct species, as mentioned above.

The native range of *Polyscias scutellaria* is not clear, although SMITH & STONE (1968) suggest that it may be indigenous to Vanuatu and the Solomon Islands, pointing out that the species occurs there in forests from near sea level to about 300 m. Certainly in other areas this species is almost always encountered near human habitations, most often in the form of cultivated hedges that are trimmed more-or-less regularly, which results in infrequent flowering.

6. **Polyscias cumingiana** (K. Presl) Fern.-Vill.

Nov. App. : 102 (1880). Types : *Cuming 1553*, Philippines, Mindoro, Manila (holo-, PR; iso-, P (2 sheets)!).

Paratropia cumingiana K. PRESL, Epimel. Bot. : 250 (1851).
— *Nothopanax cumingii* (K. PRESL) SEEM., Fl. Vit. : 114 (1865).
— *Panax cumingiana* (K. PRESL) ROLFE, J. Linn. Soc., Bot. 21 : 310 (1884).
— *Panax cumingii* (K. PRESL) HARMS, *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894).
— *Anomopanax cumingianus* (K. PRESL) MERR., Philip. J. Sci. 17 : 300 (1920).

Aralia filicifolia C. MOORE ex E. FOURN., Ill. Hort. 23 : 72, *pl. 240* (1876). Type : No specimen appears to have been preserved; the plate must therefore serve as the type.
— *Polyscias filicifolia* (C. MOORE ex E. FOURN.) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Panax pinnatum LAM., Encycl. 2 : 715 (1877), *non* A. RICH. (1847). Type : Based on the Rumphian plate *32*.
— *Nothopanax pinnatum* (LAM.) MIQ., Bonplandia 4 : 139 (1856).
— *Arthrophyllum pinnatum* (LAM.) CLARKE, Fl. British India 2 : 734 (1879), *pro basionym.*

Panax secundum SCHULT., Syst. Veg. 6 : 215 (1820). Type : Based on the Rumphian plate *32*, and accompanied with a reference to *Panax pinnatum* Lam.

Aralia naumannii EL. MARCHAL, *in* ENGL., Bot. Jahrb. Syst. 7 : 469 (1886). Type : *Naumann s.n.*, Papua New Guinea, New Britain, Blanche-Bay, in silvis ad vulcanum Kambui (holo-, B, presumably destroyed).

Panax crispatum hort. ex BULL, Cat. : 9 (1888). Type : No type was cited and no authentic material has been located.
— *Nothopanax crispatum* (hort. ex BULL) MERR., Philip. J. Sci., Bot. 7 : 241 (1912).

Panax ornatum hort. ex BULL, Cat. : 9 (1888). Type : No type was cited and no authentic material has been located.
— *Nothopanax ornatum* (hort. ex BULL) MERR., Philip. J. Sci., Bot. 7 : 241 (1912).

Panax rumphiana HARMS, *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894). Type : Proposed as a substitute for *Panax pinnatum* Lam., and based on the Rumphian plate *32*.

Polyscias sorongensis GIBBS, Arfak : 216 (1916). Type : *Gibbs 6287*, Indonesia, Irian Jaya, Sorong Island (lecto-, K!; isolecto-, BM!; here designated).

Andromonoecious shrubs or treelets 1.5-4 m tall. Leaves (25-)40-75(-90) cm long; leaflets 9-15, dark green above, paler beneath, or often variegated yellow, especially when exposed to much sunlight, papyraceous, elliptic to lanceolate or ovate, often narrowly so, (9-)12-30(-34) × (2-)3-10 cm (somewhat smaller in juvenile foliage), the apex acuminate or acute to obtuse, often minutely mucronate, the margin entire to coarsely crenate, often with minute, widely spaced teeth rarely exceeding 1(-1.5) mm long (to deeply pinnatifid in juvenile foliage), minutely revolute, the base obtuse to attenuate (occasionally truncate), often slightly oblique; petiolules 0.5-2.5(-3) cm long; rachis articulated at petiolule bases; petiole (8-)10-20 cm long, slightly enlarged and clasping at the sparsely lenticellate base, evidently alate for (3-)3.5-4.5 cm with membranous wings. Inflorescence terminal, pendent, glabrous throughout, the primary axis ca. 15-30 cm long, the secondary axes 5-7, usually in verticils, (22-)30-80(-140) cm long, tertiary axes ca. (10-)15-25 per secondary axis, mostly grouped in 2-4(-5) verticils, each (4-)6-14 cm long at maturity, subtended by a subcoriaceous, adaxially concave, lanceolate-subulate, acuminate bractlet 3-6 mm long, and bearing either a terminal umbellule of protandrous, hermaphroditic flowers and 2-4(-6) paired lateral umbellules of staminate flowers, or further divided into ca. 10-15 fourth-order axes each bearing a terminal umbellule of hermaphroditic or staminate flowers and 2-4 paired lateral, staminate umbellules (these often apparently abortive), the staminate umbellules each subtented by a small, subulate bractlet ca. 1-2 mm

long, the peduncles 0.5-2.5 cm long, each bearing ca. 10-25 flowers per umbellule (occasionally fewer in staminate umbellules), the pedicels 4-8 mm long (shorter in staminate flowers). Calyx broadly cupuliform, 0.4-0.6 mm high, the rim undulate and (4-)5(-6)-toothed, hyaline. Corolla oblong-elliptic to obovoid in bud, greenish or occasionally tinged brownish or purple, the petals (4-)5(-6), spreading to recurved at anthesis, ovate-lanceolate, 2.5-3.5 mm long (somewhat smaller in staminate flowers). Stamens as many as petals, the filaments 1-1.4 mm long, the anthers cream white, 1-1.6 mm long. Ovary (2-)3-5-carpellate, urniform or obtriangular to subinfundibuliform, 0.8-1.4 mm high at anthesis; styles as many as carpels, free nearly to the base, 1-1.4 mm long at anthesis, diverging as they become receptive and expanding slightly in fruit to 1.7 mm long. Mature fruit subglobose to widely ovoid, 3-4 (-5) mm high, ribbed when dry, the base often shallowly cordate.

ADDITIONAL MATERIAL. — SANTO : Big Bay (Malao), cultures et jachères près du village, 5 m, *MacKee RSNH 24268* (K, NOU, P, PVNH). — PENTECOST : Loltong, planté dans le village de Tabualasi, 100-150 m, *Cabalion 814* (NOU). Vallée au Sud de Melsisi, *Cabalion 1159* (NOU). Levetlis, 10 m, *Cabalion 2671* (K, NOU, P, PVNH). — EFATE : Port-Vila, Ecole d'Agriculture, *Cabalion 3130* (P, PVNH); in a garden, *Green RSNH 1120* (K, P, PVNH); cultivé, *MacKee RSNH 24057* (NOU, P, PVNH); *MacKee RSNH 24058* (NOU, P, PVNH). — ERROMANGA : Entre Ipota et Cook Bay, *Cabalion 2269* (NOU, PVNH).

Polyscias cumingiana is treated here largely in accordance with the rather broad interpretation set out by PHILIPSON (1979), and followed by SMITH (1985) and LOWRY et al. (1989). Although the various forms treated here can reasonably be considered as representing a monophyletic group, they are by no means morphologically uniform, and the entire assemblage could well benefit from a more detailed study.

Aralia filicifolia was described on the basis of cultivated material representing a juvenile form with narrow, entire to pinnately dissected leaflets, and has been placed in synonymy under *Polyscias cumingiana* by several recent authors, including those mentioned above. This is supported by the fact that FOURNIER's plate, which serves as the type of *A. filicifolia*, is nearly identical to juvenile stages collected from a number of populations of cultivated *P. cumingiana* in New Caledonia (*Lowry 3313, 3908*; *MacKee 5276, 13991, 14670, 29695, 29696, 40319, 40320*).

Polyscias cumingiana appears to be widely cultivated through out Malesia and the Southwest Pacific. According to PHILIPSON (1979) this species also forms part of the indigenous vegetation in at least much of Malesia, where it occurs in rain forest and secondary vegetation from low elevations occasionally to 1700 m. The true native range of *P. cumingiana* is, however, unknown. In Vanuatu *P. cumingiana* occurs only at low elevation, from sea level to about 150 m, and always as a cultivated plant in and around towns and villages.

7. **Polyscias guilfoylei** (Bull) L. H. Bailey

Rhodora 18 : 153 (1912). Type : Unknown, but indicated by BULL as " South Sea Islands". According to SMITH & STONE (1968 : 457), the type material was possibly received from W. R. GUILFOYLE, who visited Samoa, Tonga, Fiji, Vanuatu and New Caledonia on H. M. S. *Challenger* in 1868 (cf. GUILFOYLE, J. Bot. 7 : 117-136, 1869). GUILFOYLE (1869) mentioned that cultivated plants of "*Aralia*" were observed in Samoa (p. 119) and Vanuatu (as New Hebrides, p. 133). No type material appears to have been preserved.

Aralia guilfoylei BULL, Cat. (1873); COGN. & MARCHÉ, Pl. Ornam. 2 : *pl. 58* (1874).
— *Nothopanax guilfoylei* (BULL) MERR., Philip. J. Sci., Bot. 7 : 242 (1912).

Panax laciniata WILLIAMS ex hort., Gard. Chron. II, 5 : 735 (1876). Type : No type was cited and no authentic material has been located. SMITH & STONE (1968 : 457) indicate that the original material brought into cultivation may have come from the Pacific area together with that of *P. guilfoylei*.
— *Polyscias guilfoylei* (BULL) L. H. BAILEY var. *laciniata* (WILLIAMS ex hort.) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Panax dumosus BULL ex hort., Gard. Chron. II, 19 : 404 (1883). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Panax victoriae BULL ex hort., Gard. Chron. II, 19 : 404, *fig. 60* (1883); RODIGAS, Ill. Hort. 31 : 75, *pl. 521* (1884). Type : No specimen appears to have been preserved; the plate published in Gardener's Chronicle must therefore serve as the type.
— *Nothopanax fruticosum* (L.) MIQ. var. *victoriae* (BULL ex hort.) MERR., Fl. Manila : 358 (1912).
— *Polyscias guilfoylei* (BULL) L. H. BAILEY var. *victoriae* (BULL ex hort.) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Aralia monstrosa hort. ex TRUFFAUT, Rev. Hort. 63, *fig. 54* : 224 (1891). Type : Although TRUFFAUT indicates that this plant was available as early as 1880, no earlier publication has as yet been found, and no type material was cited; his figure must therefore serve as the type.
— *Polyscias guilfoylei* (BULL) L. H. BAILEY var. *monstrosa* (hort. ex TRUFFAUT) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Andromonoecious shrubs or treelets to 5 m tall. Leaves once-pinnate (to irregularly decompound or 2-3-pinnate in some forms), (25-)35-55 cm long; leaflets (5-)7-9, medium to dark green above, paler beneath, often variegated pale yellow or whitish, especially along the margin, papyraceous, elliptic, ovate or obovate, often broadly so, 5-15 (-20) × 2.5-12 cm, the apex obtuse to broadly acute or acuminate, the margin spinulose-serrate, slightly thickened and minutely revolute, with teeth (1-)1.5-5 mm long, the base broadly cuneate to attenuate, often somewhat oblique (or when leaves more than once-compound, the ultimate divisions and apex usually narrower, and the margin irregularly incised or laciniate as well as spinulose-serrate); petiolules 1-3.5 cm long; rachis articulated at petiolule bases; petiole 7-18 cm long, clasping at the base, evidently alate for 1.5-3 cm with membranous wings. Inflorescence terminal, pendent, glabrous throughout, the bractlets usually caducous, the primary axis short, 3-6 cm long, the secondary axes 5-10, the lower 1-4 irregularly scattered and the upper ones forming a terminal umbel, each axis ca. 20-40(-60) cm long, tertiary axes 8-12 per secondary axis, grouped in 1-3 verticils (or occasionally solitary or subopposite), each (1.5-)3-12 cm long, fourth-order axes (peduncles) 1-4 per tertiary axis, each ca. 1-2 cm long, bearing a terminal umbellule of 8-20(-25) hermaphroditic, protandrous flowers and often 1(-2) lateral umbellules of ca. 5-15 functionally staminate flowers on a reduced peduncle, the pedicels 4-10 mm long (often shorter in staminate flowers). Calyx cupuliform, 0.3-0.5 mm high, the rim undulate and inconspicuously 5(-6)-toothed, hyaline. Corolla oblong-elliptic in bud, the petals 5(-6), deltoid-oblong, 2-2.5 mm long (smaller in staminate flowers). Stamens as many as petals, the filaments slender, 0.5-1.5 mm long, the anthers 1-1.5 mm long (somewhat smaller in staminate flowers). Ovary 3-4(-5)-carpellate, urniform to turbinate, ca. 1.5 mm high at anthesis; styles as many as carpels (vestigial in staminate flowers), nearly free to the base, erect at anthesis, diverging as they become receptive, recurving in fruit. Mature fruit rarely seen, subglobose, 4-5 mm high, ribbed when dry.

ADDITIONAL MATERIAL. — PENTECOST : Melsisi, *Barrau NH24* (P). Loltong, hameau Tabualasi, 100-150 m, *Cabalion 813* (NOU). Eukul, 500 m, *Cabalion 2513* (K, NOU, P, PVNH). Levetlis, 0-10 m, *Cabalion 2648* (NOU, PVNH). — ERROMANGA : Cooks Bay, *Morrison s.n.* (K).

Polyscias guilfoylei is very widely cultivated throughout much of the tropics and subtropics, either as trimmed hedges or small trees that are allowed to grow freely. Although the inflorescence structure of *P. guilfoylei* closely resembles that of *P. scutellaria* (and to a lesser degree *P. fruticosa*), the former is easily distinguished on the basis of a number of foliage characters, and especially the usually yellow or whitish variegations of the leaf margins. Nevertheless, the evolutionary relationships between *P. guilfoylei* and *P. scutellaria*, and perhaps also *P. fruticosa*, are very complex and clearly in need of additional study.

Although a number of varieties of *Polyscias guilfoylei* have been described, they all appear to have been based on cultivated forms whose distinctive features are likely the result of artificial selection, either by the horticultural trade or native peoples of the Southwest Pacific and Malesia. None of these forms is recognized in the present treatment.

Specimens with decompound leaves that are otherwise clearly referable to *Polyscias guilfoylei* on the basis of their inflorescence, flowers, fruits and overall foliar characters, are keyed with *P. fruticosa* merely for a matter of convenience.

8. **Polyscias fruticosa** (L.) Harms

In ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894). Type : Based on the Rumphian plate *33*, doubtless drawn from a cultivated plant (cf. MERRILL, 1917; SMITH & STONE, 1968 : 459).

Panax fruticosa L., Sp. Pl., ed. 2 : 1513 (1763).
— *Nothopanax fruticosa* (L.). MIQ., Pl. Jungh. 3 : 425 (1855).
— *Tieghemopanax fruticosus* (L.). VIGUIER, Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 9, 4 : 61 (1906).

Panax obtusum BLUME, Bijdr. : 880 (1826). Type : No type was cited and no authentic material has been located.
— *Nothopanax obtusum* (BLUME) MIQ., Fl. Ind. Bat. I, 1 : 766 (1856).
— *Polyscias obtusa* (BLUME) HARMS, *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III (8) : 45 (1894), *nomen illeg., non* BLANCO (1837).

Aralia tripinnata BLANCO, Fl. Filip. : 223 (1837). Type : No type was cited, although the species is indicated to occur in Talalog, Pampargo, Papua, Bisaya, and Macan; no authentic material has been located.

Panax fruticosa L. var. *crispum* hort. BULL ex RAFARIN, Rev. Hort. 48 : 216 (1876). Type : No type was cited and no authentic material has been located.

Panax plumatum BULL ex hort., Gard. Chron. II, 9 : 439 (1878). Type : Although the species is indicated to originate from the Solomon Islands, no type was cited and no authentic material has been located.
— *Nothopanax fruticosa* (L.) MIQ. var. *plumatum* (BULL ex hort.) MERR., Fl. Manila : 358 (1912).
— *Polyscias fruticosa* (L.) HARMS var. *plumata* (BULL ex hort.) L. H. BAILEY, Rhodora 18 : 153 (1916).

Panax fruticosa L. var. *deleauana* hort. ex N. E. BROWN, Ill. Hort. 30 : 109, *pl. 492* (1883). Type : No specimen appears to have been preserved; the plate must therefore serve as the type.

Andromonoecious shrubs or treelets to 3(-5) m tall. Leaves 2-3-imparipinnate, (5-)10-50 (-70) cm long; primary leaf divisions (7-)11-15, each further divided once or twice (rarely only pinnatifid or deeply lacerate to serrate), the ultimate divisions light to yellowish green above and beneath, papyraceous, usually lanceolate, 3-6 times as long as broad, (1-)2-10(-18) × (0.2-) 0.3-2(-5) cm (rarely ovate-lanceolate and somewhat wider), the apex long-acuminate, the

margin laciniate to spinulose-serrate, usually irregularly so, slightly thickened and minutely revolute, with at least some teeth 5-10 mm long, the base narrowly cuneate to attenuate, often oblique; petiolules of the primary divisions ca. 1-3(-5) cm long; rachis articulated at petiolule bases; petiole (2-)5-15 cm long, clasping at the base, inconspicuously alate for 0.8-2.5 cm with narrow, membranous wings. Inflorescence terminal, erect, glabrous throughout, the bractlets early caducous, the primary axis 8-30(-60) cm long, the secondary axes 5-15, scattered or more often subverticillate, 7-25(-30) cm long, tertiary axes 5-15 per secondary axis, mostly grouped in 2-4 verticils, each 1-6 cm long at maturity, bearing a terminal umbellule of hermaphroditic, protandrous flowers and 2-6 paired, lateral umbellules of functionally staminate flowers borne on short peduncles and subtended by a small, subulate, irregularly persistent bractlet 0.5-1.5 mm long, the peduncles of the hermaphroditic umbellules each bearing ca. 5-30(-40) flowers (often fewer in staminate umbellules), the pedicels 1.5-4(-5) mm long (shorter in staminate flowers). Calyx cupuliform, 0.3-0.5 mm high, the rim undulate and 5-toothed, hyaline. Corolla oblong-elliptic in bud, greenish or white, the petals 5, spreading and soon falling at anthesis, obovate-oblong, (1.5-)2-3 mm long (smaller in staminate flowers). Stamens 5, the filaments slender, 1-1.2 mm long, the anthers cream white, 1.5-2 mm long. Ovary 2-3 (rarely 4)-carpellate, urniform, 1-1.5 mm high at anthesis; styles as many as carpels, free nearly to the base, 0.8-1.2 mm long and erect at anthesis, spreading as they become divergent, then recurving and expanding in fruit to 1.5 mm long. Mature fruit laterally compressed or trigonous (rarely quadrangular), orbicular to ovate-orbicular, 4-5 mm high, 4.5-6 mm wide, the base rounded (sometimes shallowly subcordate).

ADDITIONAL MATERIAL. — BANKS ISLANDS : GAUA : Namasari, *Bourdy 1000* (PVNH). Without precise locality, *Vienne s.n.* (NOU). — PENTECOST : Tungwi (= Tongwé), garden, *I. Baker 156* (BM). Loltong, plateau 150 m au-dessus du village, *Cabalion 798* (NOU, P). — EFATE : Port-Vila, *Cabalion 3131* (P); *Levat s.n.* (P). — ERROMANGA : Potiraousak, *Cabalion 1670* (PVNH). Ipota, près aéroport, 5 m, *Cabalion 2033* (NOU, P, PVNH). — TANNA : Lenakel, 150 m, *Kajewski 63* (A, K, NY, P). — ANEITYUM : Anelgauhat Bay, 150 m, *Kajewski 931* (A, BISH, K, NY, P, US).

Polyscias fruticosa is widely cultivated as an ornamental shrub or hedge plant. As with the preceding two species, its true native range is unknown, although SMITH & STONE (1968) point out that label data on one collection of *P. fruticosa* from Vanuatu (*Kajewski 931)* indicate that the material came from a rain forest tree 8 m tall, which might either represent its occurrence as part of the indigenous vegetation or, perhaps more likely, a naturalization.

ACKWOLEDGMENTS : The inspiration for this study came from Ph. MORAT and J.-M. VEILLON, who suggested during one of my visits to New Caledonia that I examine the considerable holdings of *Araliaceae* from Vanuatu in the herbarium of the Centre ORSTOM in Nouméa. I am especially grateful to my colleague Pierre CABALION for his continual advice and suggestions throughout the preparation of the manuscript, and particularly for sharing his personal knowledge of the plants themselves and the localities in which they grow. Several persons provided valuable comments and information, including M. SCHMID, C. SAM and P. S. GREEN. I thank J.-J. FLORET for translating the Latin description, and J. K. MYERS for preparing the illustrations. The curators of the following herbaria provided the loan of specimens and/or study facilities to examine collections in situ : A, BISH, BM, BR, BRI, F, G, GH, K, L, LIV, MEL, MO, NOU, NSW, NY, P, PVNH, US, W, Z). This work was supported in part by a Doctoral Dissertation Improvement Grant from the U.S. National Science Foundation (BSR 8314691), the W. Alton Jones Foundation, the Missouri Botanical Garden, and the Division of Biology and Biomedical Sciences of Washington University.

LITERATURE CITED

BURMAN, N. L., 1768. — *Flora indica.* Leiden & Amsterdam, 241 p.

COX, P. A., 1985. — The genus Meryta (Araliaceae) in Samoa. *J. Arnold Arbor.* 66 : 113-121.

FOSBERG, R. F., 1948. — Immigrant plants in the Hawaiian Islands. II. *Univ. Hawaii Occas. Papers* 46 : 3-17.

FRIEDMANN, F., 1986. — Révision des Araliaceae des Seychelles. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris,* 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia* 8 : 245-256.

FRODIN, D. G., 1975. — Studies in Schefflera (Araliaceae) : the Cephaloschefflera complex. *J. Arnold Arbor.* 56 : 427-443.

GUILFOYLE, W. R., 1869. — A botanical tour among the South Sea islands. *J. Bot.* 7 : 117-136.

GUILLAUMIN, A., 1938. — A florula of the island of Espiritu Santo, one of the New Hebrides. *J. Linn. Soc., Bot.* 51 : 547-566.

HARMS, H., 1938. — Zur Kenntnis von Meryta sonchifolia Linden et André und einigen anderen Arten der Gattung. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 123 : 315-321.

LLOYD, D. G. & WEBB, C. J., 1986. — The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand J. Bot.* 24 : 135-162.

LOWRY, P. P., II, 1986*a*. — A systematic study of Delarbrea Vieill. (Araliaceae). *Allertonia* 4 : 169-201.

LOWRY, P. P., II, 1986*b*. — *A systematic study of three genera of Araliaceae endemic to or centered in New Caledonia : Delarbrea, Myodocarpus, and Pseudosciadium.* Ph.D. Thesis, Washington University, St. Louis, USA, 258 p.

LOWRY, P. P., II, 1987. — A synopsis of native Hawaiian Araliaceae. *Pacific Science* 40 : 79-87.

LOWRY, P. P., II, 1988. — Notes on the Fijian endemic Meryta tenuifolia (Araliaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75 : 389-391.

LOWRY, P. P., II, in press. — Araliaceae. *In* : W. L. WAGNER, D. L. HERBST & S. H. SOHMER, *Manual of the flowering plants of Hawai'i.* Bishop Museum Press, Honolulu.

LOWRY, P. P., II, DAVIES, F. G. & GREEN, P. S., 1986. — The distribution and synonymy of Polyscias cissodendron (Araliaceae). *Kew Bull.* 41 : 804.

LOWRY, P. P., II, MILLER, J. S. & FRODIN, D. G., 1989. — New combinations and name changes for some cultivated tropical Old World and Pacific Araliaceae. *Baileya* 23 : 5-13.

MAGUIRE, B., STEYERMARK, J. A. & FRODIN, D. G., 1984. — Araliaceae. Botany of the Guyana Highlands. Part. XII. *Mem. New York Bot. Gard.* 38 : 46-82.

MERRILL, E. D., 1917. — *An interpretation of Rumphius's Herbarium amboinense.* Manila, 595 p.

MORAT, P. & VEILLON, J.-M., 1985. — Contribution à la connaissance de la végétation et la flore de Wallis et Futuna. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris,* 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia* 7 : 259-329.

PHILIPSON, W. R., 1976. — A synopsis of the Malesian species of Osmoxylon (including Boerlagiodendron), Araliaceae. *Blumea* 23 : 99-119.

PHILIPSON, W. R., 1979. — Araliaceae, part 1. *Flora Malesiana,* Ser. I, 9 : 1-105.

RIEDL-DORN, C. & RIEDL, H., 1986. — Über eine neue Arthrophyllum-Art (Araliaceae) von den Neuen Hebriden. *Linzer Biol. Beitr.* 18 : 373-380.

SCHLESSMAN, M. A., LLOYD, D. G. & LOWRY, P. P., II, in press. — Evolution of sexual systems in New Caledonian Araliaceae. *In* : G. T. PRANCE & G. GOTTSBERGER (eds.), *Modes of reproduction and evolution of woody angiosperms in tropical environments.* New York Bot. Gard. Press.

SCHMID, M., 1987. — Conditions d'évolution et caractéristiques du peuplement végétal insulaire en Mélanésie occidentale : Nouvelle-Calédonie, Vanuatu. *Bull. Soc. Zool. France* 112 : 233-254.

SMITH, A. C., 1985. — *Flora Vitiensis Nova*. Vol. 3. Pacific Tropical Botanical Garden, Lawai, Hawaii.

SMITH, A. C. & STONE, B. C., 1968. — Studies of Pacific Island plants. XIX. The Araliaceae of the New Hebrides, Fiji, Samoa, and Tonga. *J. Arnold Arbor.* 49 : 431-493.

STONE, B. C., 1962. — Boerlagiodendron (Araliaceae) in eastern Melanesia. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 75 : 25-32.

STONE, B. C., 1965*a*. — Notes on the type species of Polyscias J. R. & G. Forst. (Araliaceae). *Taxon* 14 : 281-285.

STONE, B. C., 1965*b*. — Notes on Polyscias (Araliaceae) from Micronesia. *Micronesica* 2 : 51-59.

STONE, B. C., 1983. — Contributions to the flora of the Solomon Islands. II. Five new combinations in Araliaceae. *Gard. Bull. Sing.* 36 : 101-102.

VIGUIER, R., 1906. — Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 4 : 1-210.

INDEX TO NAMES

The names of **new taxa** are in **bold characters**; *synonyms* are in *italics*.

AGALMA Miq., 123.
ANOMOPANAX Harms
cumingianus (K. Presl) Merr., 148.
ARALIA L.
balfouriana hort. ex André, 146.
cochleata Lam., 145.
filicifolia C. Moore ex E. Fourn., 148.
guilfoylei Bull, 149.
kerchoveiana Veitch ex W. Richards, 134.
monstrosa hort. ex Truffaut, 150
naumannii El. Marchal, 148.
polyscias Spreng. ex Seem., 146.
rotundifolia hort. ex Truffaut, 146.
tripinnata Blanco, 151.
ARTHROPHYLLUM Blume
kaltenbachii Riedl-Dorn & Riedl, 144.
pinnatum (Lam.) Clarke, 148.
BAKERIA Seem., 123.
BOERLAGIODENDRON Harms, 119.
orientale Guillaumin, 120.
BONNIERELLA Viguier, 137.
BOTRYODENDRUM Endl., 121.
BOTRYOPANAX Miq., 137.
BRASSAIA Endl., 123.
CEPHALOSCHEFFLERA (Harms) Merr., 123.
CRASSULA L.
scutellaria N. L. Burm., 145.
CUPANIA L.
juglandifolia Seem., 135.
DELARBREA Vieillard, 135.
lauterbachii Harms, 135.
paradoxa Vieillard, 135.
var. *balansae* Viguier, 135.
var. *macrophylla* Viguier, 136.
subsp. paradoxa, 135.
DIZYGOTHECA N. E. Brown
kerchoveiana (Veitch ex W. Richards) N. Taylor, 134.
ESCHWEILERIA Zipp. ex Boerl., 119.
EUPTERON Miq., 137.
GELIBIA Hutch., 137.
GEOPANAX Hemsl., 123.
IRVINGIA F. Muell., 137.
KISSODENDRON Seem., 137.
MERYTA J. R. & G. Forst., 121.
neo-ebudica (Guillaumin) Harms, 122.
MONTAGUEIA E. G. Baker, 137.
haplostemon E. G. Baker, 138.
NEARA Sol. ex Seem., 121.
NESOPANAX Seem., 123.
NOTHOPANAX Miq., 137.
cochleatum (Lam.) Miq., 145.
crispatum (Hort. ex Bull) Merr., 148.
cumingii (K. Presl) Seem., 148.

fruticosa (L.) Miq., 151.
var. *plumatum* (Bull. ex hort.) Merr., 151.
var. *victoriae* (Bull ex hort.) Merr., 150.
guilfoylei (Bull) Merr., 149.
multijugum (A. Gray) Seem., 142.
obtusum (Blume) Miq., 151.
ornatum (hort. ex Bull) Merr., 148.
pinnatum (Lam.) Miq., 148.
samoense (A. Gray) Seem., 144.
scutellarium (N. L. Burm.) Merr., 145.
tricochleatum Miq., 145.
OCTOTHECA R. Viguier, 123.
OSMOXYLON Miq., 119.
orientale (Guillaumin) B. C. Stone, 120.
PALMERVANDENBROEKIA Gibbs, 137.
PANAX L.
balfourii (hort. ex André) Sander, 146.
cissodendron C. Moore & F. Muell., 138.
cochleatum (Lam.) DC., 145.
conchifolium Roxb., 145.
crispatum hort. ex Bull, 148.
cumingiana (K. Presl) Rolfe, 148.
cumingii (K. Presl) Harms, 148.
dumosus Bull ex hort., 150.
forsteri Decne. & Planch., 145.
fruticosa L., 151.
var. *crispum* hort. Bull ex Rafarin, 151.
var. *deleauana* hort. ex N. E. Brown, 151.
heyneanum G. Don, 145.
laciniata Williams ex hort., 150.
manguette Vieillard, 146.
multijugus (A. Gray) Benth. & Hook., 142.
myriophyllus Baillon, 138.
obtusum Blume, 151.
ornatum hort. ex Bull, 148.
pinnatum Lam., 148.
pinnatum (J. R. & G. Forst.) Baillon, 145.
plumatum Bull ex hort., 151.
rumphiana Harms, 148.
rumphii Hassk., 146.
samoense A. Gray, 144.
scutellarioides Reinv. ex Blume, 145.
secundum Schult., 148.
victoriae Bull ex hort., 150.
PARATROPIA (Blume) DC.
cumingiana K. Presl, 148.
multijuga A. Gray, 142.
PLERANDRA A. Gray, 123.
POLYSCIAS J. R. & G. Forster, 137.
balfouriana (hort. ex André) L. H. Bailey, 146.
cissodendron (C. Moore & F. Muell.) Harms, 138.
cumingiana (K. Presl) Fern.-Vill., 148.
excelsa (Guillaumin) B. C. Stone, 142.
filicifolia (C. Moore ex E. Fourn.) L. H. Bailey, 148.
fruticosa (L.) Harms, 151.
var. *plumata* (Bull. ex hort.) L. H. Bailey, 151.
guilfoylei (Bull) L. H. Bailey, 149.
var. *laciniata* (Williams ex hort.) L. H. Bailey, 150.
var. *monstrosa* (hort. ex Truffaut) L. H. Bailey, 150.
var. *victoriae* (Bull. ex hort.) L. H. Bailey, 150.
monticola Harms, 138.
multijuga (A. Gray) Harms, 142.
neo-ebudarum (Guillaumin) B. C. Stone, 138.
nusedhul (Guillaumin) B. C. Stone, 142.
obtusa (Blume) Harms, 151.
pinnata J. R. & G. Forst., 145.
samoensis (A. Gray) Harms, 144.
schmidii Lowry, 140.
scutellaria (N. L. Burm.) Fosberg, 145.
cv. *Tricochleata* (Miq.) Smith & Stone, 145.
sorongensis Gibbs, 148.
tricochleata (Miq.) Fosberg, 145.
umbellata Sprengel, 145.
POROSPERMUM F. Muell., 135.
PSEUDOSANDALUM O. Kuntze, 119.
SCHEFFLERA J. R. & Forst., 123.
sect. *BRASSAIA* (Endl.) Tseng & Hoo, 123.
sect. *CEPHALOSCHEFFLERA* Harms, 123.
actinostigma A. C. Smith & B. C. Stone, 133.
cabalionii Lowry, 125.
kerchoveiana (Veitch ex W. Richards) Frodin & Lowry, 134.
neo-ebudica Guillaumin, 128.
tannae A. C. Smith & B. C. Stone, 132.
vanuatua Lowry, 129.
STROBILOPANAX R. Viguier, 121.
neo-ebudicus Guillaumin, 122.
TIEGHEMOPANAX Viguier, 137.
cissodendron (C. Moore & F. Muell.) Viguier, 138.
excelsa Guillaumin, 142.
fruticosus (L.) Viguier, 151.
microcarpus Viguier, 138.
monticola (Harms) Viguier, 138.
myriophyllus (Baillon) Viguier, 138.
neo-ebudarum Guillaumin, 138.
nusedhul Guillaumin, 142.
TUPIDANTHUS Hook. f. & Thoms., 123.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 157-165.

Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXV

J. Bosser

Résumé : Révision du genre *Oeonia* Lindley (*Orchidaceae*) endémique de Madagascar et des Mascareignes; des synonymies nouvelles et une variété sont proposées.

Summary : Revision of the genus *Oeonia* Lindley (*Orchidaceae*) endemic from Madagascar and the Mascarenes Islands; new synonyms and a variety are proposed.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

OEONIA Lindley

Bot. Reg. 10, *sub tab. 817* (1824); « *Aeonia* »; corr. Lindley, Collected Bot. Append. (1826), *orth. et nom. cons.*; Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 33 : 439 (1917); 36 : 177 (1918); Perrier, Flore de Madagascar, 49ᵉ fam., Orchidées, 2 : 340 (1941); Senghas *in* Schltr., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1022 (1986).
— *Perrieriella* Schltr., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 366 (1925); Perrier, *l.c.* : 330 (1941); Bosser, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4ᵉ sér., 6, sect. B, Adansonia, nº 3 : 369-372 (1984); Senghas, *l.c.* : 1020 (1986). Type : *P. madagascariensis* Schltr.

Type : *Oeonia aubertii* Lindley; « *auberti* », *nom. illeg.* (= *Epidendrum volucre* Thouars; *Oeonia volucris* (Thouars) Sprengel).

Oeonia est un genre de la tribu des *Vandeae*, sous-tribu des *Angraecinae* créé par Lindley en 1824 pour *Epidendrum volucre* Thouars. Il se caractérise par :

Tiges allongées, grêles, ligneuses, grimpantes, ramifiées sur les plantes âgées, à racines adventives nombreuses, perçant les gaines. Feuilles ovales, obovales ou oblongues, distiques, distantes, épaisses et coriaces. Inflorescences perçant la base des gaines foliaires, uniflores ou en grappes pauci- à pluriflores; bractées florales courtes, tubuleuses, tronquées, entourant le rachis. Fleurs petites à moyennes; labelle blanc ou blanc jaunâtre, parfois taché de rouge ou de rouge violacé à la base; sépales et pétales blancs, verts ou vert jaunâtre; sépales elliptiques, obovales ou oblongs, ± étalés ou un peu rejetés en arrière; pétales obovales ou subspatulés, assez semblables aux sépales; labelle étalé, (3-)4-6-lobé, les 2 lobes basaux arrondis, dressés, embrassant la colonne et parfois la cachant entièrement; éperon prolongeant la base du labelle, court, cylindrique ou un peu renflé, ou scrotiforme et un peu comprimé dorso-ventralement; colonne dressée, courte, charnue, sans pied développé à sa base, à 2 auricules

latérales développées, ± rectangulaires; dent médiane du rostelle forte, aussi longue que les auricules; anthère incisée à l'avant et bilobée ou largement échancrée, ou prolongée par un labre bilobé; pollinies 2, ovoïdes, insérées sur des pollinaires séparés, chacun formé d'un stipe ovale placé sous le rostelle, portant la viscidie et d'un caudicule en petite lame triangulaire, souvent papilleuse, portant la pollinie, fixée latéralement sur le stipe et située sur la face supérieure du rostelle. Fruit non connu pour la plupart des espèces.

Genre endémique de Madagascar et de la Réunion, proche de *Cryptopus* Lindley, *Neobathiea* Schltr. et *Lemurella* Schltr. *Cryptopus* et *Neobathiea* ont le même port que *Oeonia* mais se distinguent par le fait que le labelle est inséré sur le bord antérieur de l'orifice de l'éperon et n'embrasse pas la colonne. *Lemurella* regroupe de petites plantes à petites fleurs vertes inversées.

Nous reconnaissons 4 espèces et 1 variété dans le genre *Oeonia*; toutes existent à Madagascar, une d'entre elles est aussi présente à la Réunion.

Clé des espèces

1. Inflorescence uniflore; éperon cylindrique atteignant 1,5 cm de longueur; anthère munie à l'avant d'un labre allongé bilobé .... 5. *Oe. madagascariensis*

1′. Inflorescence 2-pluriflore, rarement uniflore; éperon plus court; anthère excisée ou échancrée à l'avant mais non pourvue d'un labre net 2

2. Fleur entièrement blanche; labelle 3- ou 4-lobé, le lobe terminal étant ± échancré; éperon cylindrique et grêle, long de 3,5-4 mm .... 1. *Oe. volucris*

2′. Fleurs à sépales et pétales verts ou vert jaunâtre; labelle blanc taché de rouge, 4-6-lobé; éperon court, scrotiforme ou plus allongé et un peu renflé vers le sommet 3

3. Labelle blanc à gorge rouge, 4-lobé, les lobes terminaux grands, spatulés, divergents; éperon long de 5-6 mm, un peu renflé .... 2. *Oe. rosea*

3′. Labelle 5-6-lobé, blanc ou blanc jaunâtre, portant une tache rouge violacé à la base de chaque lobe latéral; éperon scrotiforme, un peu aplati dorso-ventralement, long de 2-4 mm 4

4. Sépales et labelle longs de 12-15 mm; labelle 6-lobé, le lobe terminal étant profondément incisé .... 3. *Oe. brauniana*

4′. Sépales et labelle longs de 7-9 mm, labelle 5-lobé, le lobe terminal seulement rétus ou un peu échancré .... 4. *Oe. brauniana* var. *sarcanthoides*

1. **Oeonia volucris** (Thouars) Sprengel. — Fig. 1.

Syst. Veg. 3 : 727 (1826); Bojer, Hort. Maurit. : 314 (1837); Perrier, Flore de Madagascar, 49e fam., Orchidées : 343, pl. 80 (1941); Senghas *in* Schltr., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1023 (1986).

— *Epidendrum volucre* Thouars, Orch. Iles Afr., pl. 80, 1, 2 (1822).

— *Aeranthus volucris* (Thouars) Rchb. f. *in* Walp., Ann. 6 : 900 (1864); S. Moore, Fl. Mauritius and Seychelles : 352 (1877).

— *Epidorchis volucris* (Thouars) Kuntze, Rev. Gen. 2 : 659 (1891).

— *Oeonia elliotii* Rolfe, Journ. Linn. Soc. 29 : 55, *tab. 11* (1891); Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 33 : 439 (1917) et *l.c.* 36 : 178 (1918); Perrier, *l.c.* : 344 (1941); Senghas, *l.c.* : 1023 (1986). Syntypes : *Scott Elliot 2842* (K, P!), *2843* (K), Madagascar, environs de Fort Dauphin. *Syn. nov.*

— *Oeonia humblotii* Kraenzl., Bot. Jahrb. Syst. 43 : 397 (1909); Schltr., *l.c.* (1917) et *l.c.* : 179 (1918). Type : *Humblot 667*, Madagascar, Ivondro, avril 1883 (holo-, P!).

— *Oeonia aubertii* LINDLEY, Bot. Reg. 10, *sub tab. 817* (1824); Gen. et Sp. Orch. : 244 (1833); RIDLEY, Journ. Linn. Soc. 21 : 496 (1885); *nom. illeg.* basé sur *Epidendrum volucre.*
— *Oeonia volucris* (THOUARS) DUR. & SCHINZ, Consp. Fl. Afr. 5 : 51 (1894); SCHLTR., *l.c.* 33 : 439 (1917) et *l.c.* 36 : 179 (1918), *nom. superfl.*

TYPE : *du Petit Thouars s.n.*, Madagascar (holo-, P!).

Espèce endémique de Madagascar. BOJER la signalait aussi de Maurice et de La Réunion *in* Hortus Mauritianus. BAKER, tout en disant qu'il n'avait vu aucun échantillon, reprit cette indication *in* Flora of Mauritius and the Seychelles. CORDEMOY la cite aussi dans sa Flore de La Réunion, mais il s'agit en fait de *Oe. rosea* comme le prouve un échantillon déterminé par lui dans son herbier. A Madagascar c'était jusqu'à présent une espèce encore assez commune mais son habitat, la forêt côtière orientale, est très attaqué et détruit. On peut cependant la trouver jusqu'à 900-1000 m mais elle est plus rare à ces altitudes.

Dans la Flore de Madagascar, PERRIER DE LA BÂTHIE avait conservé *Oe. elliotii* en tant qu'espèce distincte, prenant en considération surtout la taille de la fleur. Mais, en fait, cette taille varie beaucoup. Sur un même échantillon (*Geay 7747, Bosser s.n.*) on peut trouver des fleurs à labelle long de 2,3 cm et à sépales longs de 1,7 cm et des fleurs à labelle long de 1,5 cm et à sépales longs de 1,3-1,4 cm. Sur le type de *Oe. elliotii*, le labelle est long de 1,5 cm et les sépales de 1,3 cm. Sur des échantillons vigoureux, comme par exemple le type de *Oe. humblotii*, le labelle peut être long de 2,5-3 cm et les sépales de 2-2,5 cm. Malgré cela la morphologie de la fleur, et en particulier la forme du labelle et de l'éperon, est remarquablement constante. La forme des sépales et des pétales varie un peu, étant plus spatulée sur les grandes fleurs. Les variations de la taille et de la forme des feuilles ne sont pas non plus significatives. Ceci étant il ne nous parait pas possible de distinguer valablement 2 espèces dans ce matériel.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser s.n.*, environs d'Ifanadiana, avril 1963 (P); *Decary 3885*, zone littorale, Vangaindrano, 1.10.1925 (P); *6564*, forêt littorale, Ambila-Lemaitso, 4.5.1928 (P); *14295*, vallée de la Sakaleona, forêt orientale, 14.6.1939 (P); *du Petit-Thouars s.n., s. loc.* (P), type de l'espèce; *Geay 7747, 7758, 7759*, zône côtière, Mananjary, mars-avril 1909 (P); *Humblot 667*, Ivondro, avril 1883 (P), type de *Oeonia humblotii*; *Lantz s.n.*, village de Sakafotsy, alt. 1100-1200 m, 30.4.1881 (P); *s.n.*, village de Manakana, alt. 1100-1200 m, 19.6.1881 (P); *s.n.*, village de Tananambao, alt. 1000-1100 m, 7.7.1881 (P); *Martine C 20*, Tampina, mai 1931 (P); *Morat 3232*, Ambatovy, 11 km N.E. de Moramanga, mai 1969 (P); *Perrottet s.n., s. loc.* (P); *Rés. Nat. 4952, Tsilizy*, Réserve Naturelle nº 2, canton d'Ampanavoana, district d'Antalaha, 25.3.1953 (P); *Scott Elliot 2842*, forêt environs de Fort Dauphin (P), syntype de *Oeonia elliotii*; *Serv. Forest. Madagas. 19948*, forêt d'Analalava, Sarina, canton de Nosy Varika, 31.3.1961 (P).

2. **Oeonia rosea** Ridley. — Fig. 1.

Journ. Linn. Soc. 21 : 496 (1885); SCHLTR., Beih. Bot. Centralbl. 33 : 439 (1917), et *l.c.* 36 : 179 (1918); PERRIER, Flore de Madagascar, 49ᵉ fam., Orchidées : 346 (1941); SENGHAS *in* SCHLTR., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1023 (1986).
— *Oeonia oncidiiflora* KRAENZL., Bot. Jahrb. Syst. 17 : 56 (1893); SCHLTR., *l.c.* 33 : 439 (1917), et *l.c.* 36 : 179 (1918); PERRIER, *l.c.* : 343, pl. 80, 3-5 (1941); SENGHAS *in* SCHLTR., *l.c.* : 1023 (1986). Type : *Hildebrandt 4205*, Madagascar, Süd Betsileo, Ankafana, non vu. *Syn. nov.*
— *Oeonia forsythiana* KRAENZL., Bot. Jahrb. Syst. 28 : 171 (1900); SCHLTR., *l.c.* 33 : 439 (1917), et *l.c.* 36 : 178 (1918). Type : *Forsyth Major 18*, Madagascar, oct. 1894, non vu. *Syn. nov.*
— *Oeonia volucris auct. non* (THOUARS) SPRENGEL : JACOB DE CORDEMOY, Fl. de la Réunion : 217 (1895).

TYPE : *Deans Cowan s.n.*, Madagascar, Ankafana, 1880 (holo-, BM!).

Dans sa description de *Oeonia oncidiiflora*, KRAENZLIN dit que sa nouvelle espèce est très proche de *Oe. rosea*. Il constate que *Oe. rosea* est une plante plus petite dans toutes ses parties, mais ajoute que c'est peut-être la pauvreté du matériel disponible qui le conduit à séparer 2 espèces. Il note cependant quelques petites différences telles que la forme des feuilles, la forme des sépales et des pétales. Quand il décrivit *Oe. forsythiana* quelques années plus tard, KRAENZLIN semble avoir oublié son *Oe. oncidiiflora* car il n'y fait aucune mention. Il se contente de dire que sa nouvelle espèce, *Oe. forsythiana*, est proche de *Oe. rosea*, mais qu'elle se distingue par la forme différente des sépales et des pétales et un labelle d'un développement « extraordinaire ».

Aujourd'hui nous disposons d'un matériel plus abondant. Il existe effectivement de grandes différences en ce qui concerne la vigueur des plantes, la taille des fleurs, la taille et la forme des feuilles, mais il n'existe pas de corrélation évidente entre ces caractères. Si généralement les plantes vigoureuses ont de larges feuilles ovales à base amplexicaule, et de grandes fleurs et les plantes plus chétives des feuilles étroitement ovales à base non amplexicaule et des fleurs petites, on trouve aussi des plantes à feuilles petites et relativement étroites et à grandes fleurs (*Cours 4412*) et inversement des plantes à petites fleurs et à feuilles relativement larges et à base amplexicaule (*Bosser 19489*). Comme la forme et la coloration des pièces florales ne varient que dans de faibles limites, le labelle est blanc ou un peu jaunâtre, à gorge rouge, les sépales et les pétales sont verts, il n'y a guère de caractère sûr permettant de distinguer 2 espèces. Il faut aussi noter que les types de *Oe. rosea* et de *Oe. oncidiiflora* viennent de la même localité : Ankafana.

A Madagascar, l'espèce a une large répartition en forêt humide orientale de moyenne altitude. Elle est présente aussi dans certains vestiges de forêt des Hauts Plateaux. A La Réunion, un certain nombre de stations sont connues vers 800-900 m d'altitude.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Baron 4335, s. loc.* (K, P); *Benoist s.n.*, Périnet, 9.11.1951 (P); *Bosser 2175*, Périnet, oct. 1951 (P); *16391*, Sud de Moramanga, route d'Anosibe, oct. 1962 (P); *18365*, Périnet, oct. 1963 (P); *19489*, massif de l'Andringitra, avr. 1964 (P); *19819*, Périnet (P) ; *20014*, lac Tsiazompaniry, 8.3.1970 (P); *Cours 4412*, de Rahobevava à Andasibe, 15.3.1951 (P); *4729*, de Didy à Brickaville, avr. 1954 (P); *Deans Cowan s.n.*, Ankafana, 1880, type de *O. rosea* (BM); *Decary s.n.*, Ivohibe, 24.9.1926 (P); *4942*, Midongy du Sud, 23.8.1926 (P); *5432, 5519, 5699*, Ivohibe, 1926 (P); *5765*, Fort Carnot, 18.10.1926 (P); *10588*, col de Tsitongabarika, distr. Fort Dauphin, 9.9.1932 (P); *13491*, la Mandraka, 3.7.1938 (P); *13746*, vallée de la Namorona, 22.11.1938 (P); *17528*, lalatsara, distr. d'Ambohimahasoa, 7.2.1942; *18392, 18424*, Anosibe, Sud de Moramanga, 6-7.9.1942 (P); *Homolle s.n., s. loc.* 1946 (P); *Humbert & Cours 17567*, Mont Ankaroka, S.E. du lac Alaotra, oct. 1937 (P); *M. Keraudren-Aymonin & G. Aymonin 25217*, Angavokely, canton de Carion, 28.11.1970 (P); *25332, 25378*, forêt d'Analamazaotra, Périnet, 4.11.1970 (P); *Leandri 1577*, entre Sandrangato et Anosibe, Sud de Moramanga, 3-7.11.1952 (P); *Morat 4932*, forêt du Cap Masoala, mai 1975 (P); *Perrier de la Bâthie 1931*, rivière latrara, forêt orientale, juillet 1911 (P); *18289*, entre Moramanga et Anosibe, oct. 1927; *Rés. Nat. Madagascar 596, Rakotovao C., Ampasy*, canton d'Ivongo, distr. Farafangana, 24.10.1954 (P); *5549, Rakoto Jean de la Croix*, Rés. Nat. n° 5, distr. Ambalavao, 13.2.1953 (P); *6085, Michel*, Rés. Nat. n° 3, canton de Sahatavy, distr. Fénérive (P); *7335, Rakoto Jean de la Croix*, Ivongo, Ivohibe, 16.4.1955 (P); *11848, Rakotovao*, Manakambahiny-Est, distr. Ambatondrazaka, 14.4.1961 (P); *Viguier & Humbert 748*, chutes de Koma, près de Fanovana, distr, d'Anivorano, 16.10.1912 (P); *847*, forêt d'Analamazaotra, Périnet, 21.10.1912 (P); *1218*, forêt à l'Est d'Ambatoloana, distr. Manjakandriana, 11.11.1912 (P); *Jard. Bot. Tan. 12, s. loc.* (P); *3356, 3698*, la Mandraka, 6.5 et 8.6.1938 (P). — LA RÉUNION : *Jacob de Cordemoy s.n.*, Salazie, fleurs fév.-mars (MARS); *Cadet 6570*, hauts de Cambourg, 24.3.1984 (REU).



Fig. 1. — **Oeonia rosea**, en haut à gauche; **Oe. volucris**, en haut, à droite; **Oe. brauniana**, en bas, à gauche (photo M. LECOUFLE); **Oe. brauniana** var. **sarcanthoides**, en bas, à droite.

3. **Oeonia brauniana** Wendl. & Kraenzl. — Fig. 1.

Xenia Orch. 3 : 172, *tab. 300*, 8-12 (1900); SCHLTR., Beih. Bot. Centralbl. 33 : 439 (1917), et *l.c.* 36 : 178 (1918); PERRIER, Flore de Madagascar, 49e fam., Orchidées : 341 (1941); SENGHAS *in* SCHLTR., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1023 (1986).

LECTOTYPE : *La planche 300, 8-12,* de Xenia Orch. 3 (1900).

Cette espèce était mal connue. PERRIER DE LA BÂTHIE, au moment de la rédaction de sa flore, n'avait aucun échantillon et la considérait comme un « *Oeonia* douteux ou aberrant ». Le type a vraisemblablement disparu, KRAENZLIN n'ayant eu à sa disposition qu'un exemplaire en alcool. Fort heureusement il en fit faire une planche qui peut être prise pour type. Cette planche est suffisamment précise en ce qui concerne le port, la fleur et l'anthère, par contre le pollinaire dont le stipe est seulement indiqué en pointillé a été mal observé.

Cette espèce est très rare et, actuellement 2 échantillons seulement nous sont connus dont est tirée la description qui suit :

Plante épiphyte, à tige ligneuse, un peu comprimée, longue de quelques centimètres à 30 cm et plus, de 3-3,5 mm d'épaisseur, couverte par les gaines foliaires lisses et vertes,

comprimées, carénées, longues de 13-18 mm, striées longitudinalement en séchant. Feuilles épaisses, charnues, ovales ou oblongues, de taille variable, 3,5-7,5 × 1,7-2.5 cm, à sommet ± bilobulé, sub-aigu à obtus ou même arrondi, rétréci sur la base, celle-ci un peu tordue sur la gaine. Inflorescence perçant la base de la gaine, 1-3-flore, généralement un peu plus longue que la feuille. Pédoncule robuste, rigide, long de 2-4,5 cm, élargi vers le sommet, ayant à sa base 3 courtes gaines membraneuses imbriquées, sans ou avec au-dessus une gaine médiane tubuleuse, longue de 3-4 mm. Bractée florale ovale, longue de 2,5-3 mm, à base embrassant le rachis, verte sur le frais et ayant sur le dos une large carène un peu charnue, terminée en apicule mousse. Fleur de 2,5 cm de diamètre, à périanthe charnu. Sépales et pétales rejetés obliquement vers l'arrière, jaune verdâtre pâle, virant au jaune citrin; sépale médian elliptique ou un peu obovale, arrondi au sommet, 12-14 × 5,5-9 mm; sépales latéraux semblables au sépale médian; pétales obovales, arrondis au sommet, un peu rétrécis en onglet à la base, 11-14 × 5-7,5 mm; labelle blanc avec 1 tache purpurine à la base de chaque lobe latéral, pubescent papilleux dans la gorge de part et d'autre d'une zone médiane qui reste glabre, long de 12-15 mm, large de 14-20 mm (étalé), 6-lobé : 2 lobes basaux arrondis dressés, entourant et cachant la colonne, 2 lobes latéraux étalés, obovales, arrondis, longs de 6-8 mm et larges de 4-7 mm, 2 lobes terminaux ovales, sub-aigus ou arrondis au sommet, parallèles ou un peu divergents, longs de 6-8 mm (on peut aussi considérer qu'il y a un lobe terminal lui-même profondément lobé); éperon vert, long de 3,5-4,5 mm, un peu aplati dorso-ventralement, arrondi au sommet; colonne blanche, charnue, haute de 1-1,5 mm, à 2 auricules latérales subcarrées de 1,3-1,5 mm de large au sommet; rostelle développé en une dent spatulée arrondie au sommet, longue de 1,2-1,5 mm; anthère subcirculaire, concave, brune, large de 2,5-3 mm, profondément excisée à l'avant et à 2 lobes arrondis ou sub-aigus au sommet, très finement denticulés sur les bords; pollinaire à 2 stipes séparés, oblongs, longs de 2,4-2,5 mm, portant sur le bord interne une petite lame triangulaire (caudicule) sur laquelle est fixée la pollinie, le caudicule prolongé antérieurement par un court appendice couvert, sur le dessus, de petits poils papilleux; pollinies jaunes, ovoïdes, un peu aplaties, longues de ± 1 mm; ovaire un peu courbé au sommet, long de 1,7-2 cm.

Espèce endémique de la forêt humide de basse à moyenne altitude.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser s.n.*, environs de Foulpointe, octobre 1964 (P); *Homolle 522*, chutes du Mangoro, reçu en 1946 (P).

4. **Oeonia brauniana** Wendl. & Kraenzl. var. **sarcanthoides** (Schltr.) Bosser, *stat. nov.* — Fig. 1 et 2.

— *Oeonia sarcanthoides* SCHLTR., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 364 (1925); PERRIER, Flore de Madagascar, 49e fam., Orchidées : 324 (1941).

— *Oeonia subacaulis* PERRIER, Not. Syst. 7 : 138 (1938); Flore de Madagascar, 49e fam., Orchidées : 342, pl. 77, 12-13 (1941); SENGHAS *in* SCHLTR., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1014 1986). Type : *Perrier de la Bâthie 17075*, Madagascar, forêt orientale, confluent de l'Onive et du Mangoro (P). *Syn. nov.*

— *Lemurella tricalcariformis* PERRIER, Not. Syst. 14 : 164 (1951). Type : *Decary* 16909, Betampona, Rés. Nat. n° 1, 28.3.1941 (P). *Syn. nov.*

— *Lemurella sarcanthoides* (SCHLTR.) SENGHAS *in* SCHLTR., *l.c.* : 1018 (1986).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 15700*, versant de la vallée du Sambirano, janv. 1923 (P).

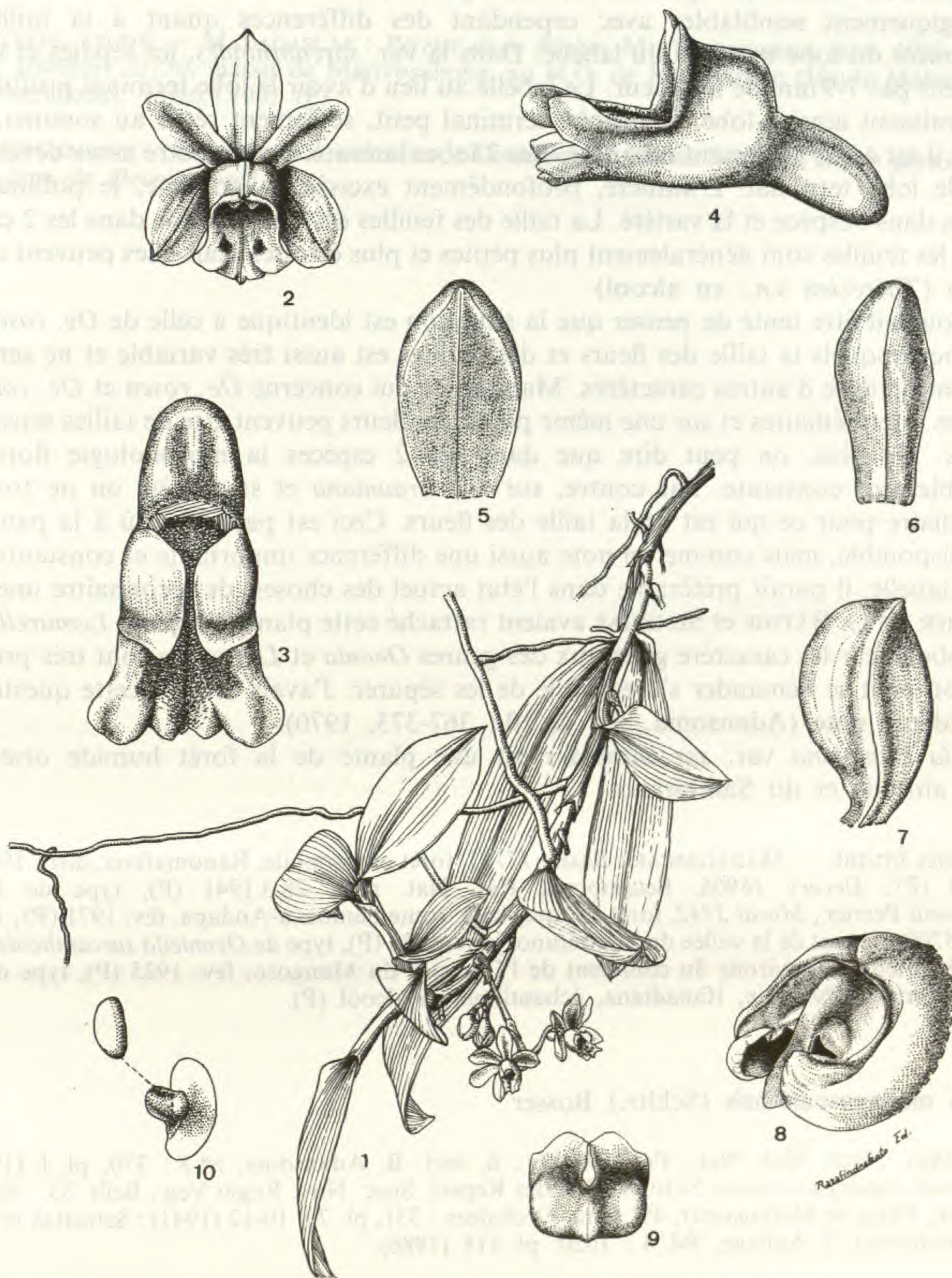


Fig. 2. — **Oeonia brauniana** var. **sarcanthoides** : **1**, plante fleurie × 2/3 ; **2**, fleur vue du dessus × 2 ; **3**, labelle et éperon, vus du dessus × 4 ; **4**, labelle et éperon, profil × 4 ; **5**, sépale médian × 4 ; **6**, pétale × 4 ; **7**, sépale latéral × 4 ; **8**, colonne vue de 3/4 × 10 ; **9**, anthère vue du dessus × 7 ; **10**, pollinaire × 10. (1-10, *Bosser 17735*, P).

Ayant eu la chance de voir des exemplaires vivants de *Oeonia brauniana* et de sa variété, l'étroite parenté entre ces plantes ne fait pour nous aucun doute. Les fleurs sont morphologiquement semblables avec cependant des différences quant à la taille et au développement du lobe terminal du labelle. Dans la var. *sarcanthoides*, les sépales et le labelle ne dépassent pas 7-9 mm de longueur. Le labelle au lieu d'avoir le lobe terminal profondément divisé, paraissant ainsi 6-lobé, a un lobe terminal petit, seulement rétus au sommet, parfois cependant il est assez largement échancré. Les 2 lobes latéraux peuvent être assez développés et dépasser le lobe terminal. L'anthère, profondément excisée, la colonne, le pollinaire sont semblables dans l'espèce et la variété. La taille des feuilles est très variable dans les 2 cas. Chez la variété, les feuilles sont généralement plus petites et plus étroites mais elles peuvent atteindre 7 × 2 cm (*Thérézien s.n.*, en alcool).

On pourrait être tenté de penser que la situation est identique à celle de *Oe. rosea* et *Oe. volucris* chez lesquels la taille des fleurs et des feuilles est aussi très variable et ne semble pas être en relation avec d'autres caractères. Mais, en ce qui concerne *Oe. rosea* et *Oe. volucris* on observe des intermédiaires et sur une même plante les fleurs peuvent être de tailles sensiblement différentes. De plus, on peut dire que dans ces 2 espèces la morphologie florale reste remarquablement constante. Par contre, sur *Oe. brauniana* et sa variété on ne trouve pas d'intermédiaire pour ce qui est de la taille des fleurs. Ceci est peut-être dû à la pauvreté du matériel disponible, mais comme on note aussi une différence importante et constante dans la forme du labelle, il paraît préférable dans l'état actuel des choses, de reconnaître une variété.

PERRIER DE LA BÂTHIE et SENGHAS avaient rattaché cette plante au genre *Lemurella* Schltr. Cela s'explique car les caractère généraux des genres *Oeonia* et *Lemurella* sont très proches au point qu'on peut se demander s'il est utile de les séparer. J'avais évoqué cette question dans une précédente note (Adansonia, sér. 2, 10 : 367-373, 1970).

Oeonia brauniana var. *sarcanthoides* est une plante de la forêt humide orientale de moyenne altitude et du Sambirano.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 17735*, forêt ombrophile, Ranomafana, distr. Ifanadiana, janv. 1964 (P); *Decary 16908*, Betampona, Rés. Nat. nº 1, 28.3.1941 (P), type de *Lemurella tricalcariformis* Perrier; *Morat 3742*, forêt sur quartzite, route Sambava-Andapa, fév. 1971 (P); *Perrier de la Bâthie 15700*, versant de la vallée du Sambirano, janv. 1923 (P), type de *Oeoniella sarcanthoides* Schltr.; *17075*, forêt orientale, environs du confluent de l'Onive et du Mangoro, fév. 1925 (P), type de *Oeonia subacaulis* Perrier; *Thérézien*, Ifanadiana, échantillon en alcool (P).

5. **Oeonia madagascariensis** (Schltr.) Bosser

Bull. Mus. Natn. Nist. Nat., Paris, 4ᵉ sér., 6, sect. B, Adansonia, nº 3 : 370, pl. 1 (1984).
— *Pierrieriella madagascariensis* SCHLTR., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 366 (1925); PERRIER, Flore de Madagascar, 49ᵉ fam., Orchidées : 331, pl. 79, 10-12 (1941); SENGHAS *in* SCHLTR., Die Orchideen, 3 Auflage, Bd. 1 : 1020, pl. 818 (1986).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 15334*, Madagascar, Mt. Tsaratanana, janv. 1923 (holo-, P!).

Espèce endémique rare, connue seulement par 2 récoltes venant de la forêt d'altitude (2000 m) du Massif du Tsaratanana. Les fleurs sont de petite taille : sépales longs de 6-9,5 mm, labelle long de 10-17 mm, et leur couleur n'est pas connue avec certitude. L'espèce se distingue

par son inflorescence uniflore, son éperon plus allongé, et son anthère prolongée par un labre bilobé.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ — MADAGASCAR : *Perrier de la Bâthie*, Mt. Tsaratanana, janv. 1923 (P), type de l'espèce ; *Humbert 25750*, massif de Marivorahona, au N.O. de Manambato (Haute Mahavavy du N., distr. d'Ambilobe), 18-26.3.1951 (P).

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier le Directeur du British Museum et son personnel pour le prêt du type de *Oeonia rosea*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 167-183.

Variabilité morphologique et morphogenèse des feuilles de Dicotylédones

B. Jeune

Résumé : On sait que les feuilles des Dicotylédones ont une variabilité morphologique telle qu'il n'en existe pas deux identiques, y compris sur un même verticille. Cependant des différences, même très faibles, dans la taille et la nervation peuvent résulter de modalités et de corrélations différentes entre l'allongement et la ramification, pendant la précoce période organogène. Des feuilles semblables d'*Urtica dioica* L. peuvent être issues de primodiums à centres générateurs de lobes stables ou instables et des primordiums de feuilles juvéniles de *Paulownia tomentosa* Baillon possèdent, ou non, de tels centres générateurs. De sorte que la forme et la nervation adultes renseignent sur les corrélations de croissance entre les éléments de la feuille au cours de son développement, mais imparfaitement sur les mécanismes de formation de ces éléments. A cet égard, deux hypothèses sont renforcées par ces observations : 1) la stabilité des centres générateurs de lobes dépend des dimensions de l'ébauche entrant en période organogène ; 2) la durée de la période initiale est à peu près constante.

Summary : Morphological variability in dicotyledonous leaves is such that no two are identical, even on a single verticil. Even slight variations in size and venation can result from correlative differences between elongation and branching during the early stages of organogenesis. In *Urtica dioica* L. similar appearing leaves may develop from primordia with stable or unstable lobe-generative centres. Juvenile leaves of *Paulownia tomentosa* Baillon can but do not necessarily have such generative centres. The form and venation of adult leaves thus provide information on growth correlations between various leaf parts during development, but is less useful regarding early ontogenesis itself. Two hypotheses are supported by these observations : 1) the stability of lobe-generating centres depends on the dimensions of the primordium as it enters the ontogenetic period ; 2) the length of the initial growth period is fairly constant within a species.

Bernard Jeune, Laboratoire de Phytologie quantitative, Université P. et M. Curie, Bât. C, 4, place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05, France.

INTRODUCTION

La variabilité foliaire individuelle est évidente. Deux feuilles de la même plante ne sont jamais identiques. Schématiquement on peut classer la variabilité entre deux feuilles sur une échelle à 3 niveaux :

— Similitude : Deux feuilles sont semblables si rien ne les distingue à l'observation superficielle. Le polymorphisme apparaît cependant de manière évidente en observant par exemple les chimères chlorophylliennes (Tilney-Basset, 1986 ; Dale, 1986).

— HÉTÉROPHYLLIE : Bien que se ressemblant les feuilles diffèrent nettement. On peut distinguer deux possibilités :

1. *Hétéroblastie* : Le polymorphisme s'observe à des niveaux différents de la tige. Cette situation est très générale pour les plantules ou les bourgeons. On la retrouve parfois quand les facteurs de l'environnement ont varié durant la vie de la plante (TORT & LAGARDE, 1980; DENGLER, 1980; KANE & ALBERT, 1982; ANTHONY et al., 1983; DESCHAMP & COOKE, 1984, 1985; DALE, 1986). Naturellement le génome peut aussi être responsable des différences de formes observées entre les feuilles de plantes différentes (HAMMOND, 1941; DENGLER, 1984; HARTE, 1985). La bibliographie sur l'hétéroblastie peut être complétée dans ALSOPP (1965), DALE (1982, 1983), ou DALE & MILTHORPE (1983).

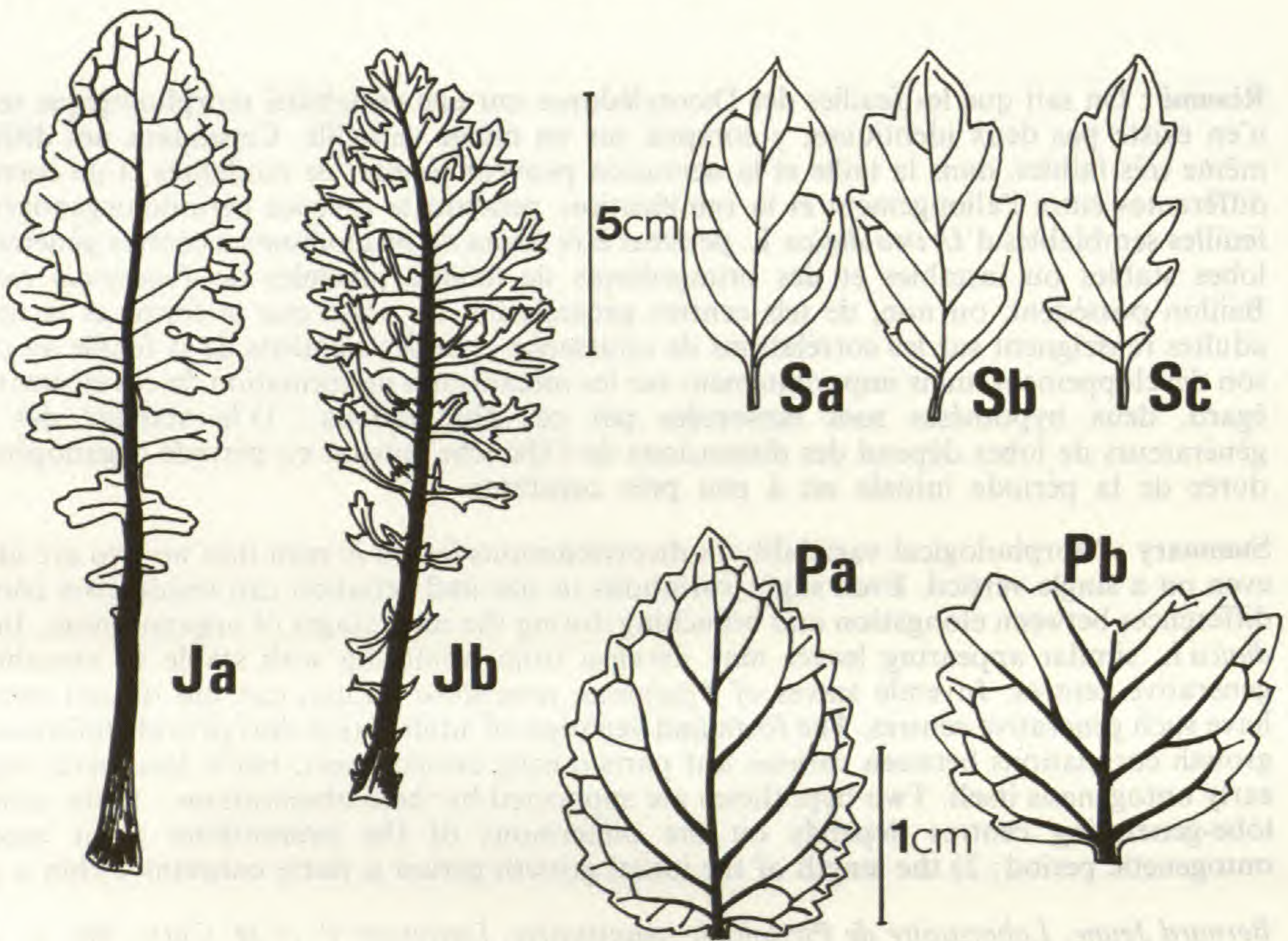


Fig. 1. — **Ja, Jb,** hétéroblastie chez *Senecio jacobeae* L. ; **Sa, Sb, Sc,** hétéroblastie chez *Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake. Dans ces 2 cas, l'augmentation de la palmure est corrélée à un changement de nervation : de craspédodrome (Jb, Sc) à brochidodrome (Ja, Sa). **Pa, Pb,** feuilles juvéniles de même rang (3[e] nœud au-dessus des cotylédons) de *Paulownia tomentosa* Baillon. Pa : feuille normale brochidodrome ; Pb : feuille ayant subi l'ablation de son apex à un stade précoce (longueur inférieure à 350 μm). Ainsi libérée de la dominance exercée sur les éléments latéraux, elle a développé une nervation craspédodrome.

2. *Anisophyllie* : Le polymorphisme s'observe à chaque niveau de la tige. Elle peut être sectoriale (MUELLER & DENGLER, 1984) ou hélicoïdale (GORENFLOT, 1959 ; LOISEAU, 1969).

— HOMÉOSIS : L'hétéroblastie est telle qu'une feuille ressemble plus à un élément différent de la plante qu'à une autre feuille (NEVILLE, 1964; KAPLAN, 1980; MERRILL, 1986). Une synthèse sur l'homéosis est présentée dans SATTLER (1988).

Il n'y a pas de frontière nette entre similitude, hétérophyllie et homéosis. On peut interpréter par exemple le développement hétéroblastique du *Fraxinus pennsilvanica* (MERRILL, 1986) comme hétérophyllie (la première feuille de la plantule, d'apparence simple, est une feuille composée réduite à la foliole terminale et au rachis) ou homéosis (la feuille simple est semblable à une foliole de feuille composée).

Nous observons cependant une discontinuité le long de cette échelle. Elle sépare en 2 classes les plantes hétérophylles. En effet, la variabilité peut n'être que quantitative (variation de taille ou de nombre d'éléments latéraux, Fig. 6). Elle peut-être également qualitative, associée à un changement morphologique (qui dépend des définitions que l'on donne aux catégories morphologiques, bien entendu). Par exemple une augmentation de palmure peut être associée à un changement de nervation (craspédodromie-brochidodromie). — Fig. 1.

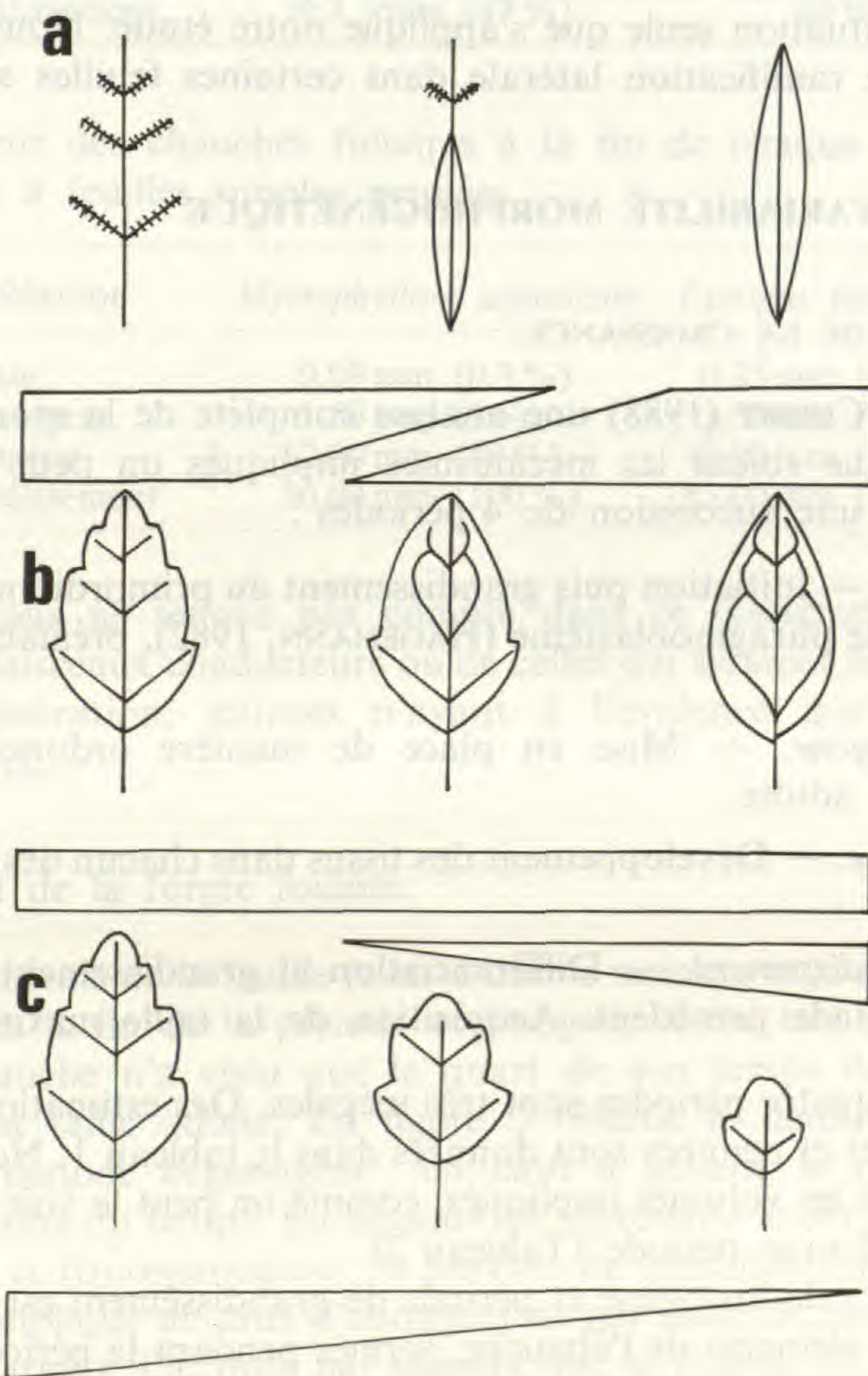


Fig. 2. — Exemple de variations morphologiques et morphogénétiques associées : **a**, passage de feuilles bipennées aux phyllodes chez certains Acacias (KAPLAN, 1980) associé à la substitution d'un mécanisme de croissance à un autre; **b**, passage craspédodromie — brochidodromie par addition du mécanisme de dominance apicale (voir Fig. 1, Pa-Pb); **c**, réduction de taille et de nombre d'éléments latéraux, associée à une baisse des pouvoirs de lobation et d'allongement.

Le changement peut être plus spectaculaire encore, comme chez les Acacias à phyllode (KAPLAN, 1980) par exemple. Mais quelle qu'en soit la cause, la variabilité affecte nécessairement le mode de croissance et c'est à ce niveau qu'elle nous intéresse. Nous adopterons un point de vue parallèle à celui des mathématiciens : pour analyser une fonction ils en étudient les variations au voisinage d'un point (calcul différentiel). De même nous examinerons les variations différentielles du grandissement et de la ramification, processus essentiels dans l'établissement de la forme. Nous limiterons notre travail aux cas où la continuité morphologique est assurée. Notre étude ne s'applique donc qu'à une partie seulement de la variabilité : feuilles semblables et certaines plantes hétérophylles. En résumant en un schéma les différentes possibilités (relativement au grandissement et à la ramification), nous avons, soit remplacement d'un mécanisme de croissance par un autre (Fig. 2, *a*) comme les Acacias à phyllodes, soit addition d'un mécanisme à un autre (Fig. 2, *b*) comme dans le passage craspédodromie/brochidodromie, soit modification d'un mécanisme unique (Fig. 2, *c*). C'est à cette dernière situation seule que s'applique notre étude. Nous nous intéressons aux variations du mode de ramification latérale dans certaines feuilles simples pennées.

CONDITIONS DE LA VARIABILITÉ MORPHOGÉNÉTIQUE

A. DÉROULEMENT DE LA CROISSANCE.

On trouvera dans CUSSET (1988) une analyse complète de la morphogenèse foliaire des dicotylédones. Quels que soient les mécanismes impliqués on peut toujours décrire cette morphogenèse comme une succession de 4 périodes :

1. *Période initiale.* — Initiation puis grandissement du primordium. C'est la mise en place d'un volume suffisant de phragmoblastème (HAGEMANN, 1982), préalable à toute organogenèse.

2. *Période organogène.* — Mise en place de manière ordonnée des territoires qui composeront la feuille adulte.

3. *Période histogène.* — Développement des tissus dans chacun des territoires mis en place précédemment.

4. *Période de grandissement.* — Différenciation et grandissement des cellules des tissus organisés pendant le stade précédent. Acquisition de la taille maximale de la feuille.

Les durées de ces quatre périodes sont très inégales. Des estimations calculées pour deux espèces à feuilles simples et pennées sont données dans le tableau 1. Non seulement les durées sont inégales mais aussi les volumes impliqués, comme on peut le voir en indiquant les tailles atteintes à la fin de chaque période (Tableau 2).

La limite entre période histogène et période de grandissement est difficile à évaluer avec précision, les différents éléments de l'ébauche, formés pendant la période organogène, n'étant pas de même âge et n'entrant pas simultanément en période d'auxèse, malgré l'harmonisation de la croissance entre les différentes parties de l'ébauche. On a généralement une descente basipète du front des mitoses (FUCHS, 1966 ; M. THOMASSON, 1970 ; JEUNE, 1972) mais parfois la partie basale de l'ébauche est au contraire la première à cesser de croître (JEUNE, 1983*a*).

On peut donc par commodité ne diviser la croissance qu'en 3 périodes seulement : (1) initiale, (2) organogène, (3) histogène et développement (JEUNE, 1981, 1983*b*) en regroupant les 2 dernières phases [1].

TABLEAU 1 : Estimation des durées des périodes de croissance foliaire chez 2 espèces de Dicotylédones à feuilles simples pennées. Les chiffres pour *Lycopus* sont obtenus sur la base d'un allongement logistique : $y = y_o/(1 + e^{a-bt})$.

PÉRIODE	*Myriophyllum aquaticum*	*Lycopus europeus*
initale	2 jours (10 %)	10 %
organogène	4,7 jours (23 %)	20 %
histogène	4 jours (20 %)	30 %
grandissement	9,3 jours (47 %)	40 %

TABLEAU 2 : Longueur des ébauches foliaires à la fin de chaque période pour 2 espèces de dicotylédones à feuilles simples pennées.

PÉRIODE	*Myriophyllum aquaticum*	*Lycopus europeus*
initiale	0,09 mm (0,3 %)	0,25 mm (0,3 %)
organogène	1,50 mm (5 %)	2,50 mm (3 %)
histogène	12,00 mm (40 %)	42,00 mm (50 %)
grandissement	30,00 mm (100 %)	85,00 mm (100 %)

Précisons que nous ne tenons pas compte dans ce classement des mitoses tardives observées au sein de faisceaux conducteurs ou de celles qui seraient liées à des phénomènes de cicatrisation ou régénération, mitoses n'ayant à l'évidence que peu de rapport avec l'organogenèse normale.

B. Etablissement de la forme foliaire.

L'architecture générale de la feuille (c'est-à-dire le nombre et la disposition relative de ses éléments) est fixée dès la fin de la période organogène, donc très précocement puisqu'à ce moment la jeune ébauche n'a vécu que le quart de son temps de croissance et n'atteint qu'environ 5 % de sa taille adulte. La figure 3 résume le déroulement de cette période essentielle qu'est la période organogène : en haut à gauche la courbe sigmoïde montre l'allongement en fonction du temps. En dessous est représenté le déroulement des 2 premières périodes : (a) initiale et (b) organogène ; la portion de sigmoïde est alors assimilable à une exponentielle ce qui implique un taux d'allongement par unité de longueur constant. Ceci est conforme aux observations. On note par ailleurs que le rythme de formation des lobes est constant (le temps séparant l'initiation de 2 lobes successifs le long d'une génératrice dt est

1. Phases strictement identiques aux phases que MEDARD (1989) nomme : 1) avant le stade critique, 2) antérieure à l'organogenèse de la lame et 3) organogenèse.

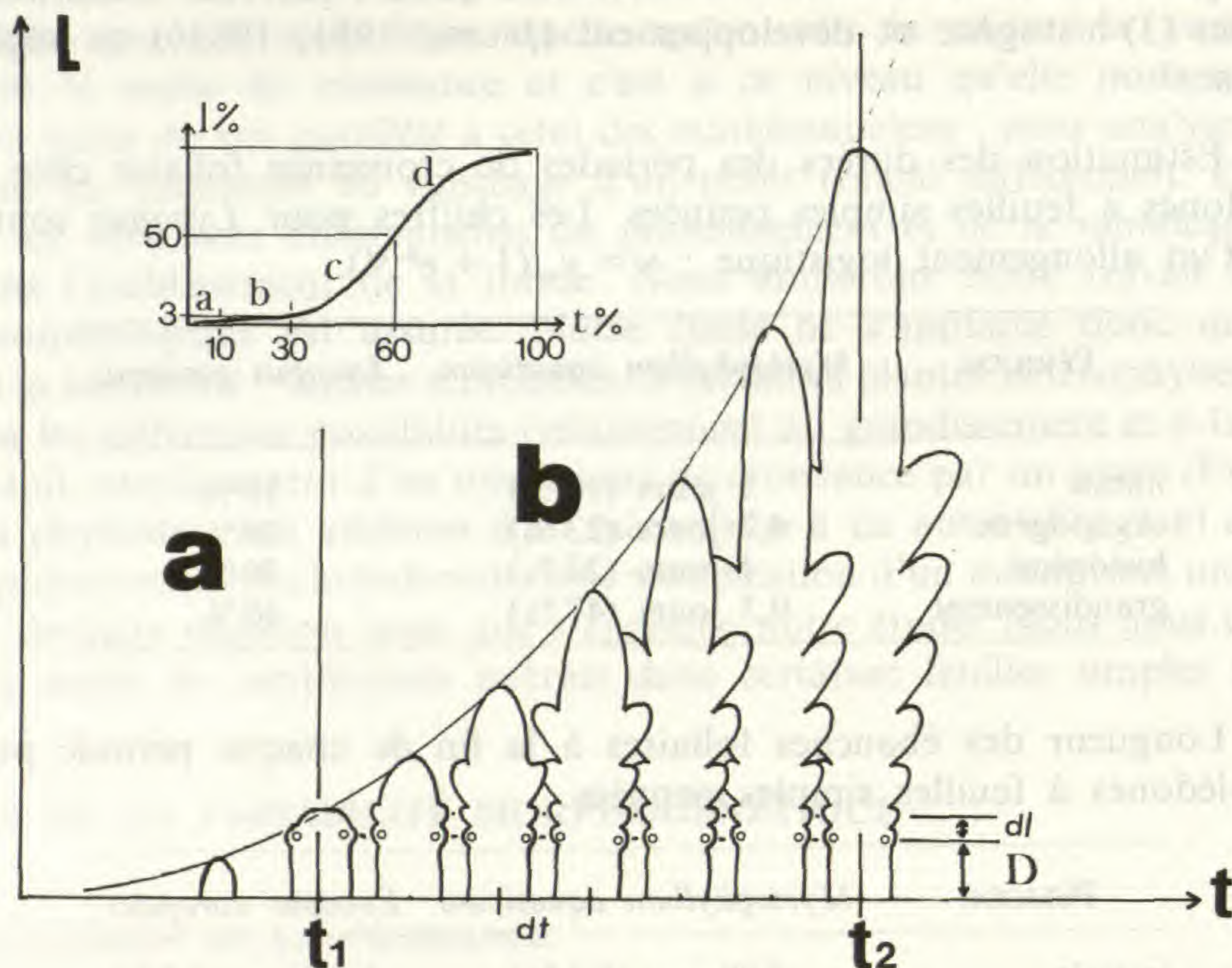


Fig. 3. — *En haut, à gauche* : durées respectives des 4 périodes de croissance (a : initiale, b : organogène, c : histogène, d : développement par auxèse seule) chez *Lycopus europeus* L. et longueurs correspondantes des ébauches, exprimées en pourcentage (JEUNE, 1983*b*). — *Graphique principal* : schéma d'ébauches de *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. durant les phases initiale (a) et organogène (b). L'allongement est exponentiel (taux d'allongement par unité de longueur constant), le rythme de formation des lobes est constant (entre la formation de deux lobes successifs sur une même marge, dt est contant) leur lieu de formation est à une distance (D) de la base constante et les lobes successifs sont contigus (dl constant).

constant) et le lieu d'initiation est fixe par rapport à la base de l'ébauche (D constant). La formation des lobes est ordonnée et régulière le long d'une génératrice. Ces lobes sont contigus (dl constant) ce que nous appelons croissance par centres générateurs. Ici, les centres générateurs sont stables (D constant) et situés vers la base de l'ébauche (croissance basipète) mais leur position peut être subapicale (croissance acropète) stable ou instable (D variable). Le nombre d'éléments formés, leurs positions relatives et la taille de la feuille adulte (dans la mesure où elle dépend du volume foliaire à la fin de la période organogène) c'est-à-dire l'architecture générale de la feuille, dépendent donc essentiellement du rythme de formation des éléments latéraux et du taux d'allongement de l'ébauche.

C. VARIABILITÉ MORPHOGÉNÉTIQUE.

Des variations différentielles dans le taux d'allongement par unité de longueur (β) et le taux de lobation (α) entraînent nécessairement une certaine variabilité morphogénétique. Ces taux étant constants pour une ébauche, la longueur (L) et le nombre de ses lobes (N) sont liés par la relation : $N = a + b \log L$.

En effet : $N - N_o = \alpha(t - t_o)$
$L = L_o \exp(\beta(t - t_o))$

d'où, si $a = N_o - \frac{\alpha}{\beta} \log L_o$ et $b = \frac{\alpha}{\beta}$, alors $N = a + b \log L$

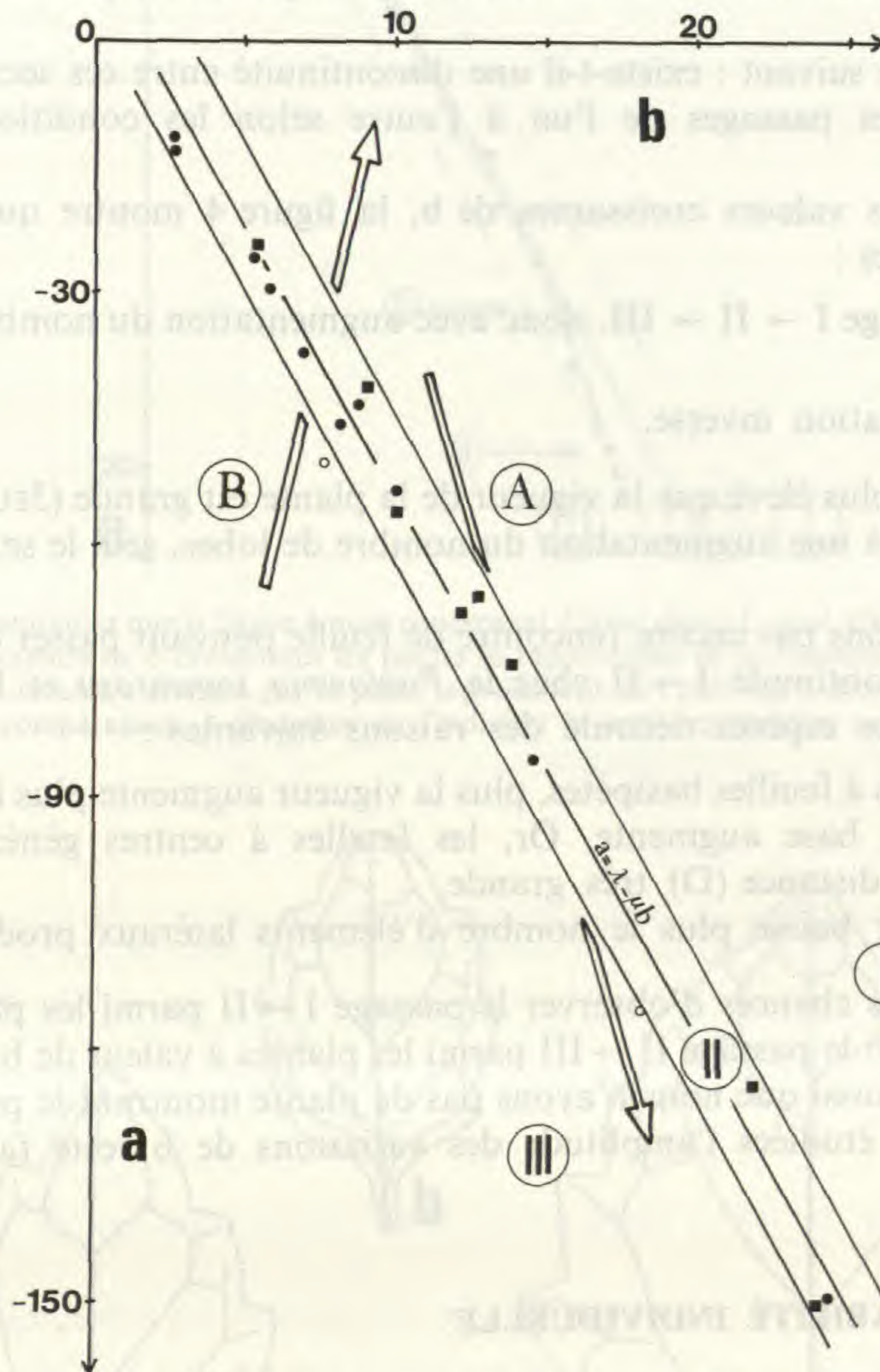


Fig. 4. — Pendant la période organogène, l'allongement et la lobation sont liés par la relation N = a + b LogL. Pour toutes les ébauches d'une même espèce, on détermine par la méthode des moindres carrés la valeur d'un couple (a, b). Chaque point représente donc une espèce. Les points ne sont pas distribués au hasard mais centrés sur la droite $a = \lambda - \mu b$ qui permet de définir 3 secteurs : I : secteur vide (pas de lobation), $\lambda > \lambda_M$; II : secteur des espèces à centres générateurs de lobes stables ($\lambda_m < \lambda < \lambda_M$); III : secteur de feuilles à centres générateurs instables ($\lambda < \lambda_m$). En considérant les valeurs croissantes de b nous rencontrons des espèces appartenant aux genres suivants : ● : feuilles à croissance basipète : *Tropaeolum, Paulownia, Glechoma, Hottonia, Stachys, Lycopus, Myriophyllum, Sanguisorba, Urtica, Achillea.* ■ : feuilles à croissance acropète : *Achillea* (lobes), *Vicia, Fraxinus, Ailanthus, Rhus, Kerria, Carum, Parkinsonia* (folioles). ○ : folioles à centres générateurs instables : *Fraxinus, Rhus.*

Ce qui est intéressant est la comparaison des couples (a, b) au sein d'une espèce ou entre espèces. On constate que ces points ne sont pas répartis au hasard mais étroitement centrés autour de la droite : $a = \lambda - \mu b$

de sorte que le demi plan (a, b > 0) peut être divisé en 3 secteurs correspondant à 3 types d'organogenèse foliaire (Fig. 4) : un secteur médian (II) contient les couples calculés sur des feuilles présentant des centres générateurs stables, un secteur (III) regroupant les points issus de feuilles à centres générateurs instables et un secteur nécessairement vide (I) car correspondant à une absence de lobation, situation exclue en pratique car ne permettant pas le calcul de a et de b.

Le problème est le suivant : existe-t-il une discontinuité entre ces secteurs ? ou bien est-il possible d'observer des passages de l'un à l'autre selon les conditions individuelles de croissance ?

En considérant les valeurs croissantes de b, la figure 4 montre que 2 situations sont théoriquement possibles :

— flèche A : passage I → II → III, donc avec augmentation du nombre de lobes quand b augmente.

— flèche B : situation inverse.

Or b est d'autant plus élevé que la vigueur de la plante est grande (JEUNE, 1981) et comme la vigueur est associée à une augmentation du nombre de lobes, seul le sens de la flèche A est pratiquement possible.

En fait, nous n'avons pas encore rencontré de feuille pouvant passer de I à III mais nous pouvons montrer la continuité I → II chez le *Paulownia tomentosa* et II → III chez *Urtica dioica*. Le choix de ces espèces découle des raisons suivantes :

1. Chez les plantes à feuilles basipètes, plus la vigueur augmente plus la distance (D) entre centres générateurs et base augmente. Or, les feuilles à centres générateurs instables se caractérisent par une distance (D) très grande.
2. Plus la vigueur baisse plus le nombre d'éléments latéraux produit diminue.

Il y avait donc des chances d'observer le passage I → II parmi les plantes à valeur de b faible dont *Paulownia* et le passage II → III parmi les plantes à valeur de b élevée (dont *Urtica*, Fig. 5). Ceci explique aussi que nous n'ayons pas de plante montrant le passage I → II → III car parmi les espèces étudiées l'amplitude des variations de b reste faible.

EXEMPLES DE VARIABILITÉ INDIVIDUELLE

A. DÉVELOPPEMENT HÉTÉROBLASTIQUE CHEZ PAULOWNIA TOMENTOSA BAILLON.

Les feuilles des jeunes plants de *Paulownia* sont d'autant plus petites et moins lobées qu'elles sont plus près des cotylédons. Mais pour une feuille de rang donné la variabilité est également élevée. Pour les feuilles du rang 3 au-dessus des cotylédons par exemple (Fig. 6) la longueur adulte est comprise entre 0,5 cm et 7 cm et le nombre de lobes entre 0 et 40. La figure 7 présente 155 feuilles adultes de rang 3 chacune repérée par un point de coordonnées La (longueur adulte) et Na (nombre de lobes total). S'il existe une discontinuité au niveau des feuilles de longueur voisine de 5 cm, en revanche le nuage est régulièrement elliptique pour les

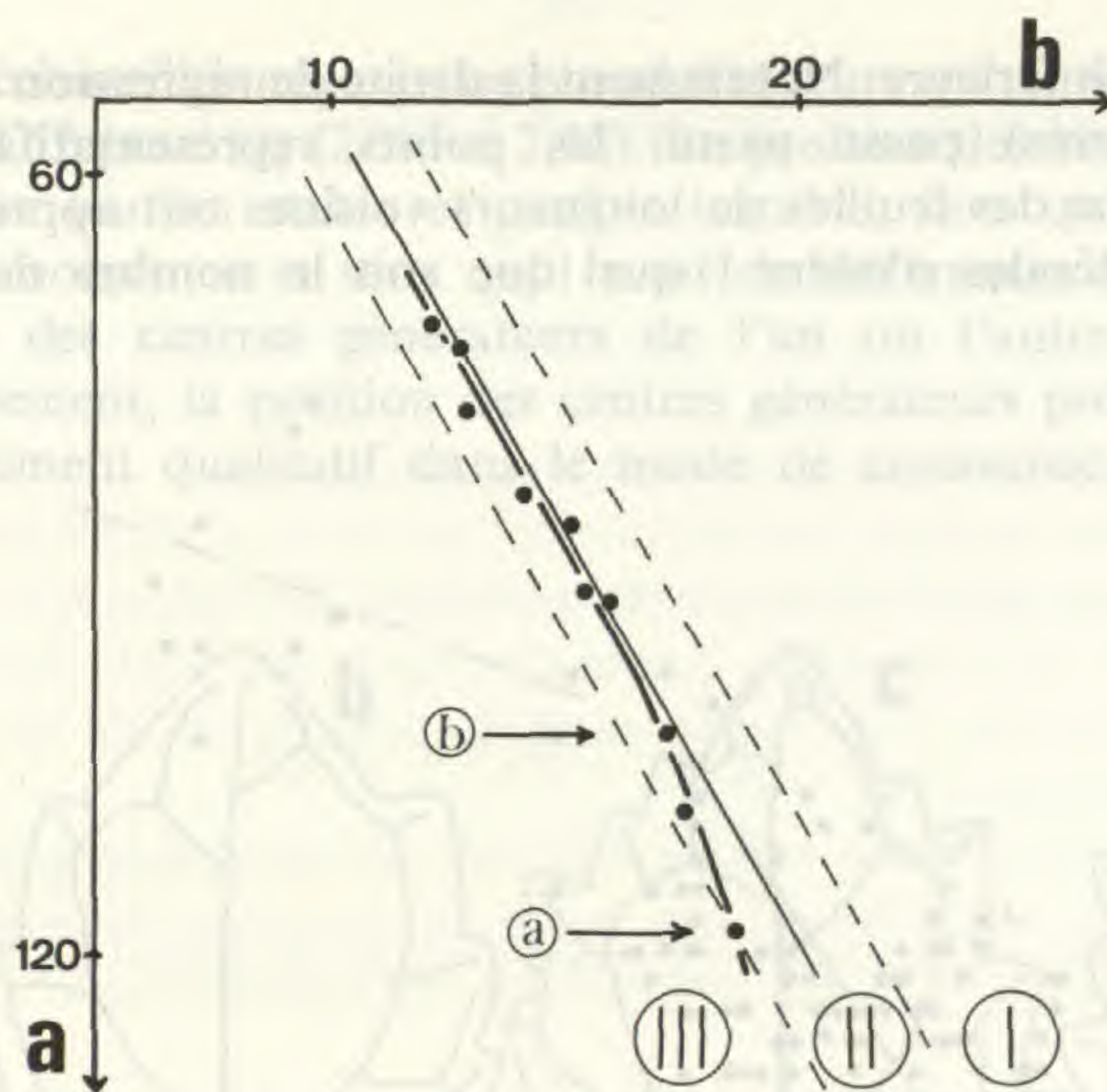


Fig. 5. — Même représentation que la figure 4 mais concernant *Urtica dioica* L. seul. Chaque point est calculé pour un individu. Pour les valeurs de b croissantes les points se rapprochent de la frontière avec le secteur des plantes à centres générateurs instables, atteinte par le point représentatif de l'individu a dont 2 ébauches sont représentées figure 10, A. Pour comparaison, 3 ébauches de l'individu b sont représentées sur la figure 10, B.

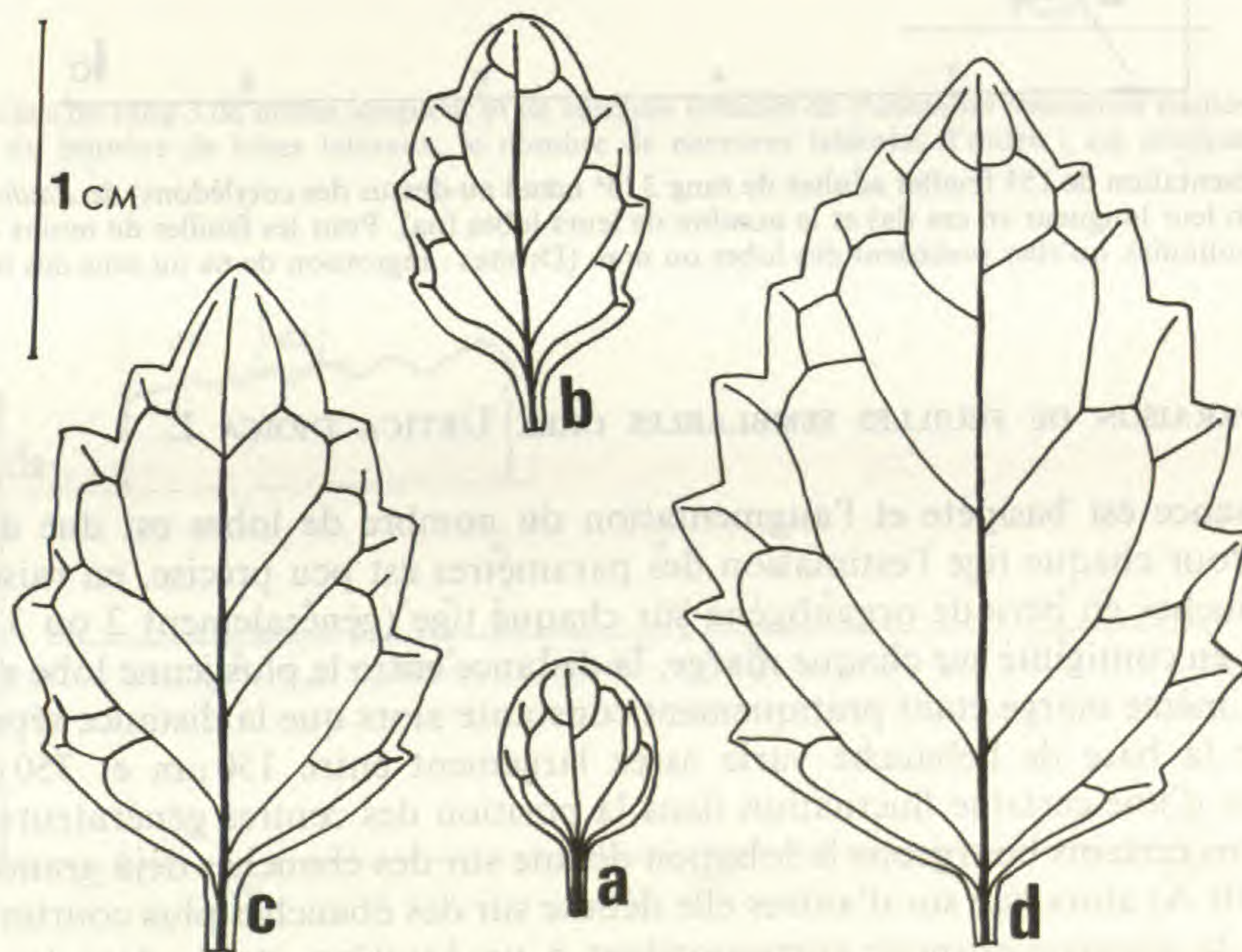


Fig. 6. — Variabilité des formes adultes de feuilles situées au 3ᵉ nœud au-dessus des cotylédons chez le *Paulownia tomentosa* Baillon. (Seules les nervures principales sont dessinées).

145 feuilles de longueur inférieure. Notamment la droite de régression du nombre de lobes (au sens des moindres carrés) passe parmi les points représentatifs des feuilles entières. Remarquons (Fig. 8) que des feuilles de longueurs voisines ont approximativement le même nombre de nervures latérales d'ordre 1 quel que soit le nombre de leurs lobes.

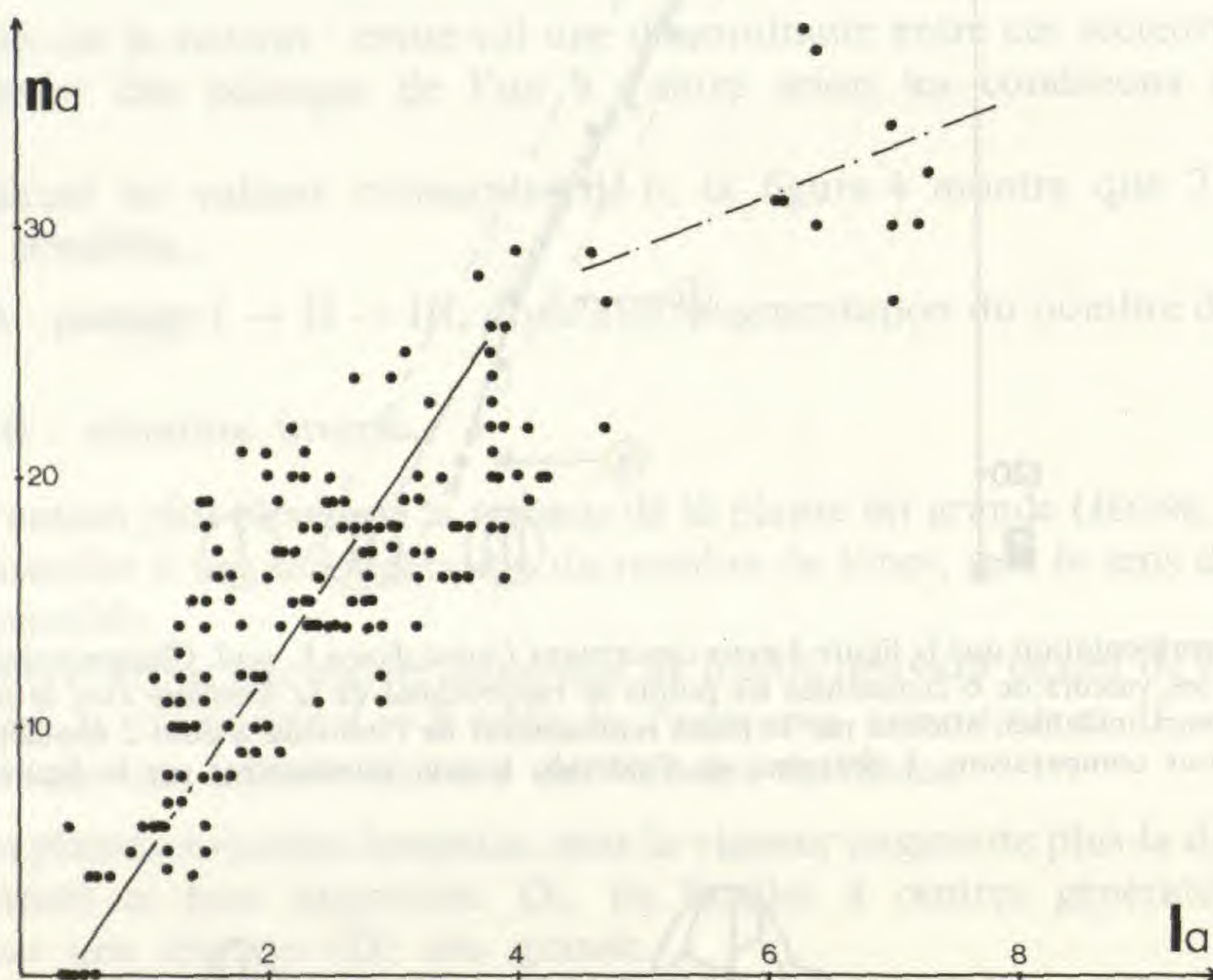


Fig. 7. — Représentation de 155 feuilles adultes de rang 3 (3e nœud au-dessus des cotylédons) de *Paulownia tomentosa* Baillon, selon leur longueur en cm (la) et le nombre de leurs lobes (na). Pour les feuilles de moins de 4 cm il n'y a aucune discontinuité, qu'elles possèdent des lobes ou non. (Droites : régression de na au sens des moindre carrés).

B. Comparaison de feuilles semblables chez Urtica dioica L.

La croissance est basipète et l'augmentation du nombre de lobes est due à des centres générateurs. Pour chaque tige l'estimation des paramètres est peu précise, en raison du faible nombre d'ébauches en période organogène sur chaque tige (généralement 2 ou 3 paires). Les lobes naissent en contiguïté sur chaque marge, la distance entre le plus jeune lobe et celui qui le précède sur la même marge étant pratiquement constante alors que la distance séparant le plus jeune lobe de la base de l'ébauche varie assez largement entre 150 µm et 350 µm (Fig. 9).

En dehors d'une certaine fluctuation dans la position des centres générateurs, ceci est dû au fait que dans certains bourgeons la lobation débute sur des ébauches déjà grandes et loin de la base (Fig. 10, A) alors que sur d'autres elle débute sur des ébauches plus courtes et plus près de la base, à la distance normale correspondant à un équilibre stable dans la position des centres générateurs (Fig. 10, B). Ainsi, pour 33 feuilles présentant plus de 2 lobes latéraux, la distance moyenne (base-centre générateur) est de 209 µm alors que pour 12 feuilles n'ayant formé que 2 lobes cette distance moyenne est de 241 µm. En affirmant que cette différence n'est

pas due au hasard de l'échantillonnage on ne prend d'ailleurs qu'un risque d'erreur inférieur à 2 % ($F_o = 1,16$ et $t_o = 2,52$ pour t_{40} (2 %) = 2,42). La position des centres générateurs dans la feuille d'*Urtica* est donc parfois stable et parfois instable, sans qu'il y ait de changement qualitatif du mode de croissance et sans qu'il y ait de différences apparentes entre feuilles adultes ayant possédé des centres générateurs de l'un ou l'autre type. Ainsi, selon les conditions de développement, la position des centres générateurs pourra être stable ou non, sans qu'il y ait changement qualitatif dans le mode de croissance.

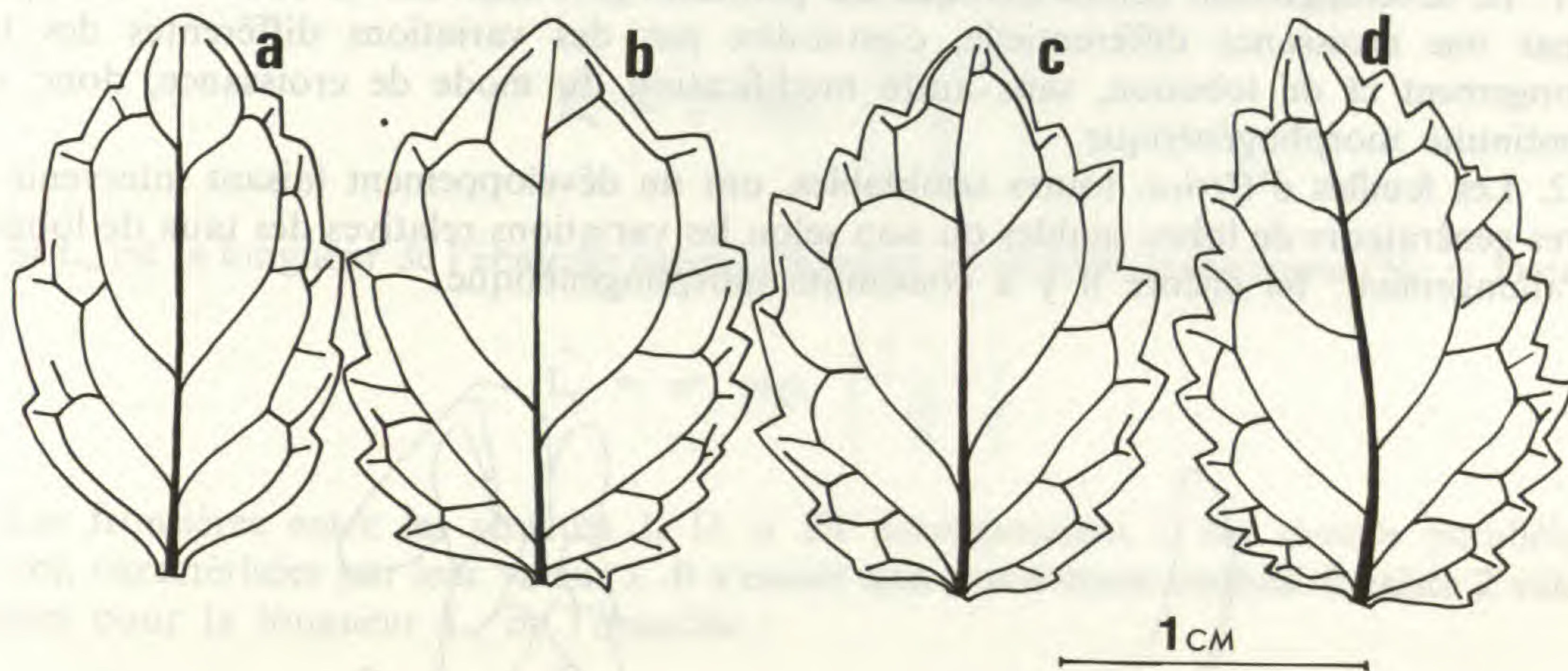


Fig. 8. — Feuilles de rang 3 de même longueur et de surfaces voisines de *Paulownia tomentosa* Baillon. Malgré la forte variabilité du nombre de lobes latéraux, le nombre de nervures latérales d'ordre 1 est presque constant (4 à 5 paires).

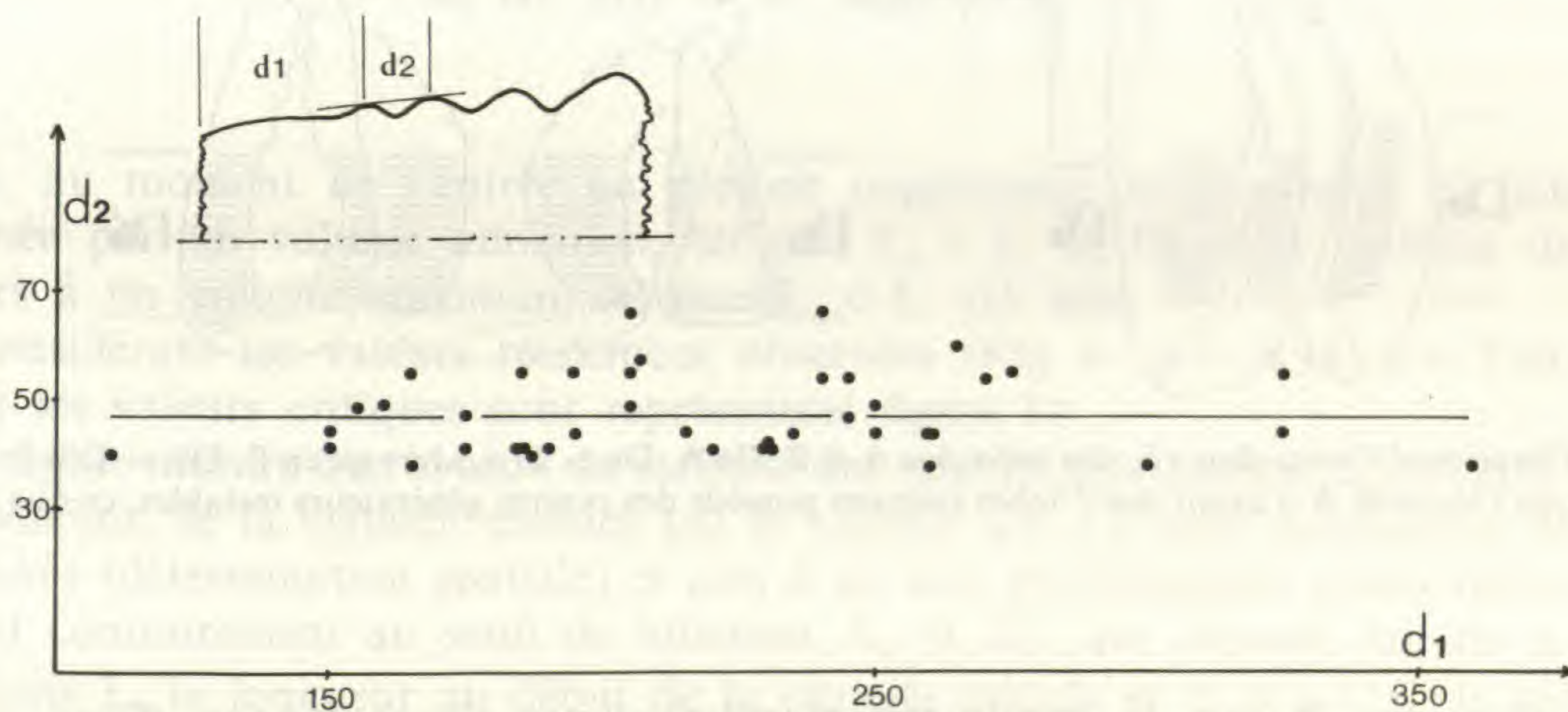


Fig. 9. — Représentation de 41 couples de valeurs (en micromètres) : d1 (distance plus jeune lobe-base de l'ébauche) d2 (distance entre les deux plus jeunes lobes), pour des feuilles en phase organogène chez *Urtica dioica* L. Le graphique montre que la position du centre générateur est fixée par celle du lobe qu'il vient de former (contiguïté attestée par la constance de d2) alors que sa position vis-à-vis de la base de l'ébauche est instable (variabilité de d1).

INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

A. CONTINUITÉ MORPHOLOGIQUE ET MORPHOGÉNÉTIQUE.

1. Le développement hétéroblastique des plantules de *Paulownia* est entièrement explicable par une croissance différentielle, c'est-à-dire par des variations différentes des taux d'allongement et de lobation, sans autre modification du mode de croissance, donc sans discontinuité morphogénétique.

2. Les feuilles d'*Urtica*, toutes semblables, ont un développement faisant intervenir des centres générateurs de lobes, stables ou non selon les variations relatives des taux de lobation et d'allongement. Ici encore il y a continuité morphogénétique.

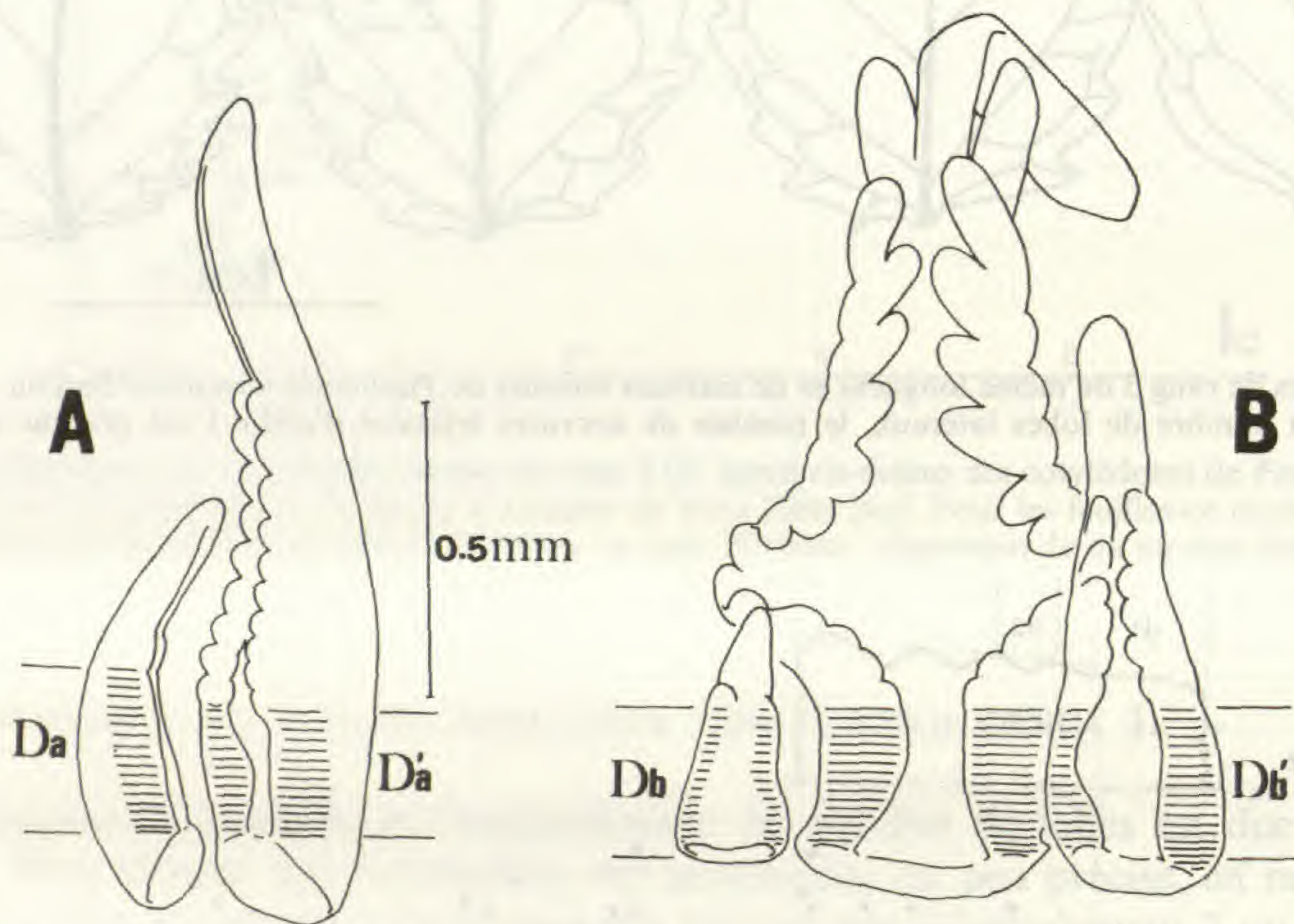


Fig. 10. — Ébauches d'*Urtica dioica* L. des individus A et B. En A, Da > D'a, alors qu'en B, Db = D'b (≃ D'a). Ceci suggère que l'ébauche A n'ayant que 2 lobes latéraux possède des centres générateurs instables, ce que confirme la fig. 5.

Ainsi dans les 2 cas, la continuité morphologique s'accompagne d'une continuité morphogénétique. Celle-ci peut correspondre cependant à 3 modalités différentes de la corrélation entre taux d'allongement et de lobation (Fig. 4). Soit une absence de lobation (secteur I), soit lobation par centres générateurs stables (II) ou instables (III). Il est intéressant de lier la morphologie de la jeune ébauche, à l'instant où elle entre en période organogène, au mode de croissance.

Nous avons vu plus haut que pendant la période organogène,

$$N = a + bLogL$$

$$\text{avec } a = N_o - \frac{\alpha}{\beta} LogL_o \quad \text{et } b = \frac{\alpha}{\beta}$$

(α = taux de lobation, β = taux d'allongement par unité de longueur).

On constate que les points a, b pour l'ensemble des espèces sont étroitement groupés autour de la droite $a = \lambda - \mu b$ (Fig. 4), d'où l'estimation de L_o qui vaut :

$$\hat{L_o} = e^{\mu}.\exp.\left(\frac{N_o - \lambda}{\frac{\alpha}{\beta}}\right)$$

Si L_o est la longueur de l'ébauche quand elle entre en période organogène (No = 1) on a :

$$\hat{L_o} = e^{\mu}.\exp.\left(\frac{1 - \lambda}{\frac{\alpha}{\beta}}\right)$$

Les frontières entre les secteurs I, II et III correspondent à des droites parallèles à ($\lambda - \mu b$), caractérisées par leur valeur λ. Il s'ensuit que α et β étant connus, il existe 2 valeurs critiques pour la longueur L_o de l'ébauche :

$$L_c\ (I, II) = e^{\mu}.\exp.\left(\frac{1 - \lambda_M}{\frac{\alpha}{\beta}}\right)$$

$$L_c\ (II, III) = e^{\mu}.\exp.\left(\frac{1 - \lambda_m}{\frac{\alpha}{\beta}}\right)$$

Ainsi, au moment de l'entrée en période organogène la possibilité de lobation est conditionnée par un volume minimum, tel que $L_o > L_c$ (I, II) et la stabilité des centres générateurs à un volume maximum tel que $L_o < L_c$ (II, III).

En considérant les valeurs réellement observées (Fig. 4 : $\mu = 6{,}34$; $\lambda = 7{,}90$; $\lambda_m \simeq 1$; $\lambda_M \simeq 17{,}5$) les valeurs critiques sont représentées figure 11.

Cette figure montre que le seuil de stabilité des centres générateurs, L_c (II, III), est à peu près indépendant de la vigueur, estimée par le rapport α/β. Ce seuil correspond donc à une forme donnée (détermination spatiale) et non à un état physiologique précis (détermination temporelle) contrairement au seuil de lobation, L_c (I, II), qui dépend, lui, de la vigueur.

Appelons L_i la longueur au début de la période initiale et $\Delta_i = t_o - t_i$, la durée de la période initiale. Nous avons :

$$L_o = L_i\ e^{\beta\Delta i}$$

L_o, L_i, β et Δ_i sont positifs. On a, pour L_i donné, $\frac{dL_o}{L_o} = \frac{d\beta}{\beta} + \frac{d\Delta_i}{\Delta_i}$

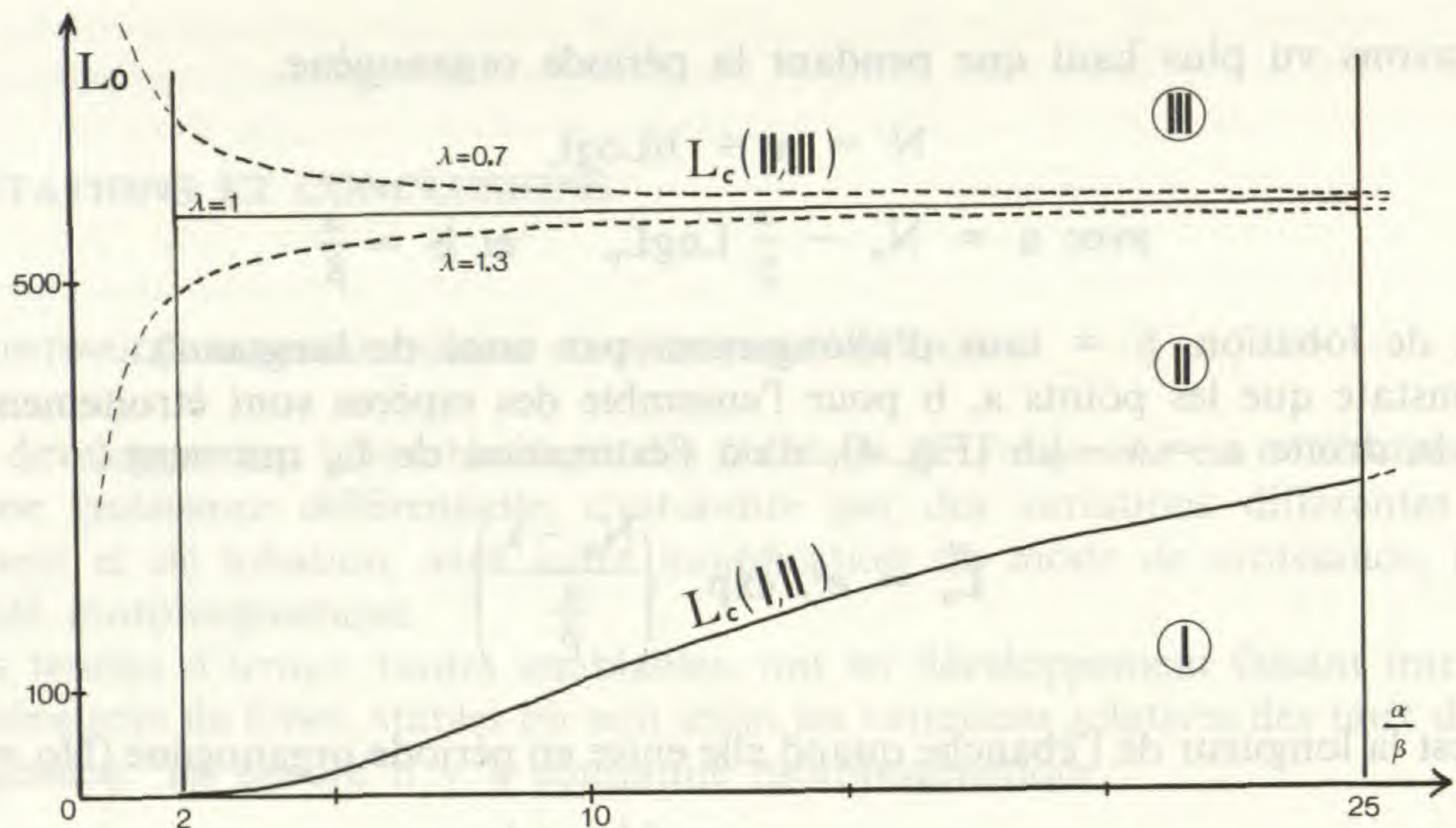


Fig. 11. — Estimation des longueurs critiques Lc (I, II) et Lc (II, III) au moment de l'entrée en période organogène (L = Lo), orientant la feuille dans les secteurs I, IIou III définis fig. 4. Il est remarquable de noter que la limite entre les secteurs à centres générateurs stables ou instables est à peu près indépendante de la vigueur, estimée par le rapport des taux de lobation (α) et d'allongement (β).

Considérons une augmentation du taux d'allongement β, $d\beta > 0$ correspondant à une augmentation de vigueur (α/β). Si L est une fonction croissante de β alors $\frac{d\beta}{\beta} + \frac{d\Delta_i}{\Delta_i} > 0$ ce qui peut se produire dans 2 circonstances :

— Soit $d\Delta_i$ est lui même positif (allongement de la durée de la période initiale), ce qui est peu probable, les processus étant généralement accélérés par une augmentation de vigueur.

— Soit $d\Delta_i \leqslant 0$ (raccourcissement de la durée de la période initiale) mais alors $\frac{d\Delta_i}{\Delta_i} > -\frac{d\beta}{\beta}$ ce qui implique $\left|\frac{d\Delta_i}{\Delta_i}\right| < \frac{d\beta}{\beta}$. La variation relative de la durée de la période initiale doit être inférieure à la variation relative du taux d'allongement. Nous ne connaissons pas la variation relative de la durée de la période initiale mais remarquons que ceci supporte l'hypothèse d'une invariance de cette durée ($d\Delta_i = 0$) laquelle hypothèse s'accorde avec l'observation que les temps de développement des feuilles d'une espèce donnée sont à peu près constants quelle que soit la vigueur (voir par ex. le cas du lin dans WILLIAMS, 1974).

B. LOBATION ET NERVATION.

La nervation est utilisée comme critère morphologique, c'est-à-dire permettant de définir la forme de la feuille. Est-ce un critère suffisant d'explication de la forme ? Autrement dit, les processus d'établissement de la forme peuvent-ils être entièrement déduits de l'observation de la forme adulte ? L'observation que la nervation possède une valeur morphogénétique supporte cette hypothèse : l'orientation des nervures indique les directions de croissance au sein du limbe pendant la phase histogène (LARSON, 1984 *a* et *b*). Mais :

1. Le caractère acropète ou basipète de la croissance ne peut être déduit de l'observation des feuilles adultes.

2. Le nombre de nervures est plus étroitement corrélé à la surface de la feuille qu'au nombre de ses éléments morphogénétiques (Fig. 8).

3. Corrélativement, des lobes de même valeur morphogénétique car issus du même centre générateur (le long d'une même marge) ne sont pas nécessairement irrigués par des nervures de même rang (Fig. 12). Ainsi, la nervation traduit-elle essentiellement les corrélations entre éléments de la feuille. Elle ne peut donc rendre compte entièrement des processus très précoces d'établissement de la forme pendant la période organogène, ce qui justifie l'idée de CROIZAT (1973) selon laquelle la feuille crée la nervation dont elle a besoin.

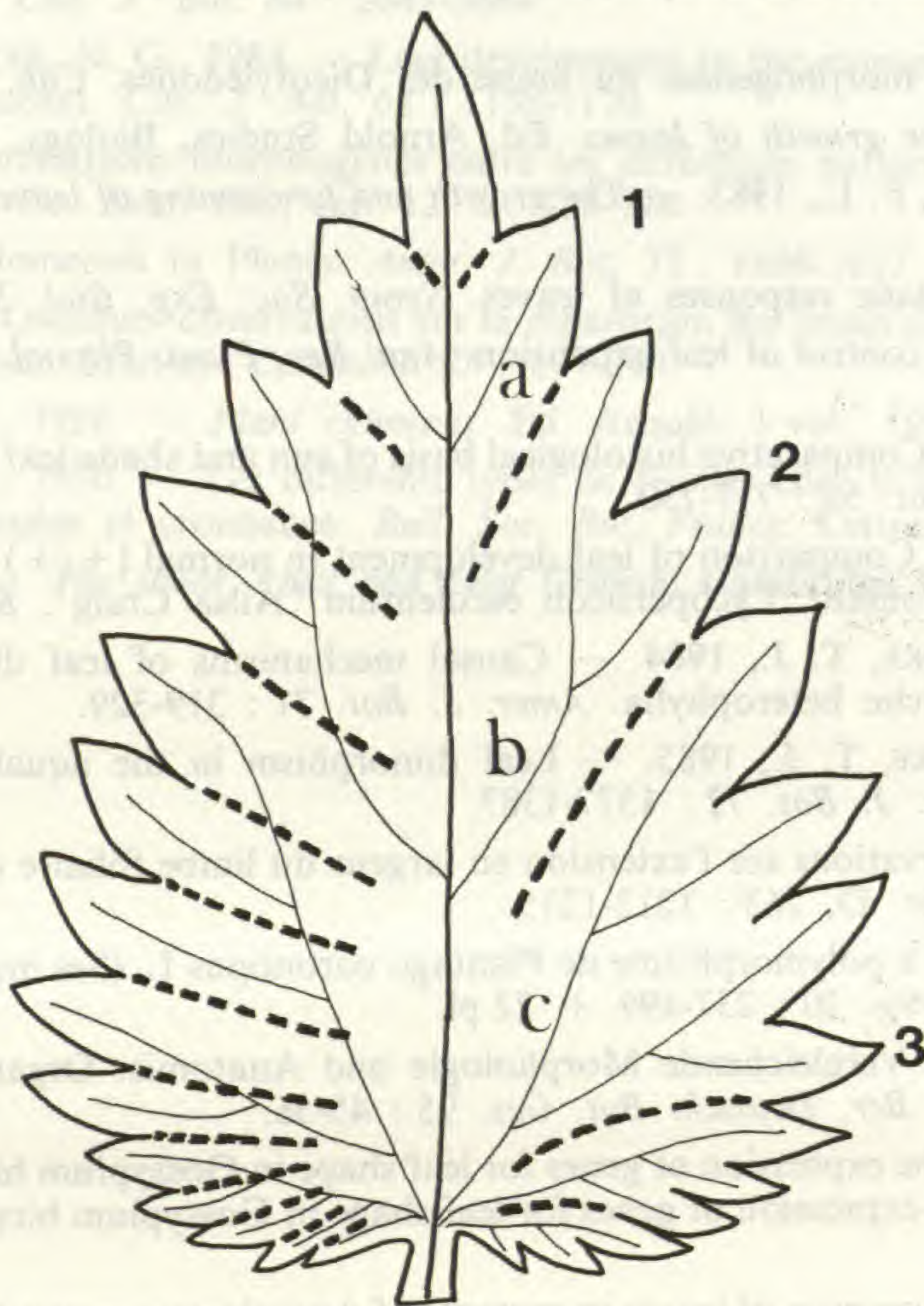


Fig. 12. — Feuille adulte d'*Urtica dioica* L. au limbe long de 34 mm. Les pointillés limitent les territoires morphogénétiques à gauche et les territoires morphologiques définis par le critère de la nervation à droite. Il n'y a pas identité entre les 2 modes de découpage malgré une symétrie bilatérale presque parfaite.

Ainsi, même dans les formes les plus simples et les plus habituelles, ne prêtant pas à controverse, comme les feuilles simples pennées de dicotylédones, par exemple, le critère de la nervation doit être associé au critère morphogénétique pour une explication complète de la forme.

REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier Mr. le Professeur CUSSET pour l'aide qu'il m'a apportée dans la correction de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ALSOPP, A., 1965. — Heteroblastic development in Cormophythes. *In* : *Encyclopedia of Plant Physiology*, XV (1) : 1172-1221. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.

ANTHONY, M., SATTLER, R. & COONEY-SOVETTS, 1983. — Morphogenetic potential of Fraxinus ornus under the influence of the gall mite Aceria fraxinivora. *Can. J. Bot.* 61 : 1580-1594.

CROIZAT, L., 1973. — En torno al concepto de hoja. *Biblio. Acad. Cienc. Fis. mat. y nat. Caracas* 12 : 1-196.

CUSSET, G., 1988. — La morphogenèse du limbe des Dicotylédones. *Can. J. Bot.* 64 : 2807-2839.

DALE, J. E., 1982. — *The growth of leaves.* Ed. Arnold Studies, Biology, n° 137, 1 vol., 61 p.

DALE, J. E. & MILTHORPE, F. L., 1983. — *The growth and functioning of leaves.* Cambridge Univ. Press, 1 vol., 540 p.

DALE, J. E., 1986. — Plastic responses of leaves. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 30 : 287-305.

DALE, J. E., 1988. — The control of leaf expansion. *Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol.* 39 : 267-295.

DENGLER, N. G., 1980. — Comparative histological basis of sun and shade leaf dimorphism in Helianthus annuus. *Can. J. Bot.* 58 : 717-730.

DENGLER, N. G., 1984. — Comparison of leaf development in normal (+/+) entire (e/e) and lanceolate (la/+) plants of Tomato, Lycopersicon esculentum 'Ailsa Craig'. *Bot. Gaz.* 145 : 66-77.

DESCHAMP, P. A. & COOKE, T. J., 1984. — Causal mechanisms of leaf dimorphism in the aquatic angiosperm Callitriche heterophylla. *Amer. J. Bot.* 71 : 319-329.

DESCAMPS, P. A. & COOKE, T. J., 1985. — Leaf dimorphism in the aquatic angiosperm Callitriche heterophylla. *Amer. J. Bot.* 72 : 1377-1387.

FUCHS, C., 1966. — Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire du Lupinus albus L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 263 : 1212-1215.

GORENFLOT, R., 1959. — Le polymorphisme de Plantago coronopus L. (Ses manifestations et ses causes). *Rev. Cytol. Biol. Veg.* 20 : 237-499 + 22 pl.

HAGEMANN, W., 1982. — Vergleichende Morphologie und Anatomie. Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 95 : 45-56.

HAMMOND, D., 1941. — The expression of genes for leaf shape in Gossypium hirsutum L. and Gossypium arboreum L. I. The expression of genes for leaf shape in Gossypium hirsutum L. *Amer. J. Bot.* 28 : 124-150.

HARTE, C., 1985. — Phenogenetics of leaves in mutants of Antirrhinum majus L. *In* : FREELING, M., *Plant Genetics* : 167-180.

JEUNE, B., 1972. — Observations et expérimentations sur les feuilles juvéniles du Paulownia tomentosa H. Bn. *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 215-230.

JEUNE, B., 1981. — Modèle empirique du développement des feuilles de dicotylédones. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 3 : 433-459.

JEUNE, B., 1983*a*. — Etude biométrique du développement des folioles de Parkinsonia aculeata (Leguminosae). *Can. J. Bot.* 61 : 87-92.

JEUNE, B., 1983*b*. — Croissance des feuilles de Lycopus europeus L. *Beitr. Biol. Pflanzen* 58 : 253-266.

KANE, M. E. & ALBERT, L. S., 1982. — Environmental and growth regulator effects on heterophylly and growth of Proserpinaca intermedia (Haloragaceae). *Aquatic Botany* 13 : 73-85.

KAPLAN, D. R., 1980. — Heteroblastic leaf development in Acacia. Morphological and Morphogenetic implications. *La cellule* 73 : 137-203 + 20 pl.

LARSON, P. R., 1984*a*. — Rachis vascularization and leaflet venation in developing leaves of Fraxinus pennsylvanica. *Can. J. Bot.* 63 : 2383-2392.

LARSON, P. R., 1984*b*. — Vascularization of developing leaves of Gleditsia Triacanthos L. II. Leaflet initiation and early vascularization. *Amer. J. Bot.* 71 : 1211-1220.

LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie*. MASSON et C^ie^, Paris, 1 vol., 223 p.

MEDARD, R., 1989. — Les mécanismes de formation du limbe chez le Manihot esculenta : Etude microchirurgicale. *Can. J. Bot.* 67 : 997-1008.

MERRILL, E. K., 1986. — Heteroblastic seedlings of green ash. I. Predictability of leaf form and primordial length. *Can. J. Bot.* 64 : 2645-2649.

MUELLER, P. A. & DENGLER, N. G., 1984. — Leaf development in the anisophyllous shoots of Pellionia daveauana (Urticaceae). *Can. J. Bot.* 62 : 1158-1170.

NEVILLE, P., 1964. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de Gleditsia tricanthos L. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 12, 5 : 785-798.

SATTLER, R., 1988. — Homeosis in Plants. *Amer. J. Bot.* 75 : 1606-1617.

THOMASSON, M., 1970. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille de Jasminum nudiflorum Lindley. *Candollea* 25 : 297-340.

TILNEY-BASSET, R. A. E., 1986. — *Plant chimeras*. Ed. Arnold, 1 vol., 199 p.

TORT, M. & LAGARDE, J., 1980. — Les différents types de feuilles chez le Crosne du Japon cultivé à l'obscurité : ontogenèse et croissance. *Bull. Soc. Bot. France*, Lettres Bot., 127 : 215-225.

WILLIAMS, R. F., 1974. — *The shoot Apex and Leaf Growth*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 256 p.

KAPLAN, D. R., 1980. — Heteroblastic leaf development in Acacia. Morphological and Morphogenetic implications. *La cellule* 73 : 137-203 + 20 pl.

LARSON, P. R., 1983a. — Xylem vascularization and leaflet variation in developing leaves of Fraxinus pennsylvanica. *Can. J. Bot.* 61 : 2886-2892?

LARSON, P. R., 1984. — Vascularization of developing leaves of Gleditsia Triacanthos L. II. Leaflet initiation and early vascularization. *Amer. J. Bot.* 71 : 1211-1220.

LEMOINE, J. E., 1968. — *La phyllotaxie*. Masson & Cie, Paris, 1 vol., 317 p.

MERXMÜLLER, H., 1949. — Les phénomènes de formation du limbe chez le *Mirabilis jalapa*. Étude morphogénétique. *Can. J. Bot.* 27 : 997-1008.

MERRILL, E. K., 1986. — Heteroblastic seedlings of green ash. I. Predictability of leaf form and primordial length. *Can. J. Bot.* 64 : 2645-2649.

MUELLER, R. A. & DENGLER, N. G., 1984. — Leaf development in the pinnatifid-leaved shapes of Pellionia daveauana (Urticaceae). *Can. J. Bot.* 62 : 1158-1170.

NOZERAN, R., 1964. — Corrélations morphologiques entre les différentes parties de la feuille de Chelidonium majus. *Bull. Soc. Bot. France* 111 : 205-206.

SATTLER, R., 1988. — Homeosis in Plants. *Amer. J. Bot.* 75 : 1606-1617.

THOMASSON, M., 1978. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille de Veronica. *Phytomorphology* 28 : 239-249.

TILLICH, R., A. E., 1986. — *Plant Anatomy*. 2nd ed., 1 vol., 146 p.

TROLL, W. & DIECKMANN, J., 1960. — Les différents types de feuilles dans le genre de *Sagina*. Phénomènes : ontogenèse et croissance. *Bull. Soc. Bot. France* 107 : 313-329.

WILLIAMS, R. F., 1974. — *The shoot apex and leaf growth*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 256 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 185-198.

Le xérophytisme dans le Sud malgache : essai typologique

M. THOMASSON

Résumé : Les manifestations les plus remarquables du xérophytisme dans le Sud de Madagascar sont rappelées ; une tentative de classification des principaux types structuraux est proposée et les fréquences de ces types dans la flore du Sud malgache sont évaluées.

Summary : Some conspicuous particularities of the xerophytes in the South of Malagasy Republic are recalled ; an attempt of classification of structural patterns is proposed and frequencies of these types are given.

Marc Thomasson, Laboratoire de Botanique Tropicale, Université P. et M. Curie, 12, rue cuvier, 75005 Paris, France.

Comme le remarque fort justement SCHNELL (1970, p. 355), « ... le xérophytisme (revêt) des aspects très différents suivant les régions : prédominance de phanérophytes ligneux caducifoliés, très souvent épineux, dans la *caatinga* et les formations homologues, — des phanérophytes ligneux sclérophylles dans les maquis néo-calédoniens, — des phanérophytes succulents dans certaines régions d'Afrique du Sud ou Orientale, — de chamaephytes charnus (*Mesembryanthemum*) ou sous-ligneux dans certaines régions du Karoo, etc. ».

Il nous a paru intéressant d'essayer de préciser quelles sont les diverses manifestations du xérophytisme dans le Sud malgache où la végétation climacique, très xérophile, est représentée par des fourrés ou des forêts denses sèches. La carte que nous fournissons (Fig. 1) situe le Domaine phytogéographique du Sud (pour des précisions complémentaires, voir HUMBERT & COURS DARNE, 1965, ainsi que la discussion concernant les limites à attribuer à ce domaine dans KOECHLIN et al., 1974) par rapport à la ville de Tuléar aux environs de laquelle a été fait l'essentiel de nos observations.

Les particularités morphologiques et biologiques des végétaux du Sud-Ouest et du Sud de Madagascar ont déjà fait l'objet de remarques (cf. par exemple POISSON, 1912, PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921, KERAUDREN, 1966) et on peut en trouver un exposé synthétique dans l'ouvrage de KOECHLIN et al. (1974). Personnellement, nous avons été frappé, dès notre premier contact avec cette végétation xérophytique, par l'extrême variété des formes et par la fréquence de certaines particularités structurales ; ceci se traduit bien souvent par des convergences morphologiques telles que certaines espèces systématiquement éloignées se révèlent très difficiles à distinguer les unes des autres à l'état stérile. Plus de dix ans de fréquentation régulière de ces fourrés xérophiles nous autorisent aujourd'hui à proposer une classification des types de xérophytes du Sud Malgache.

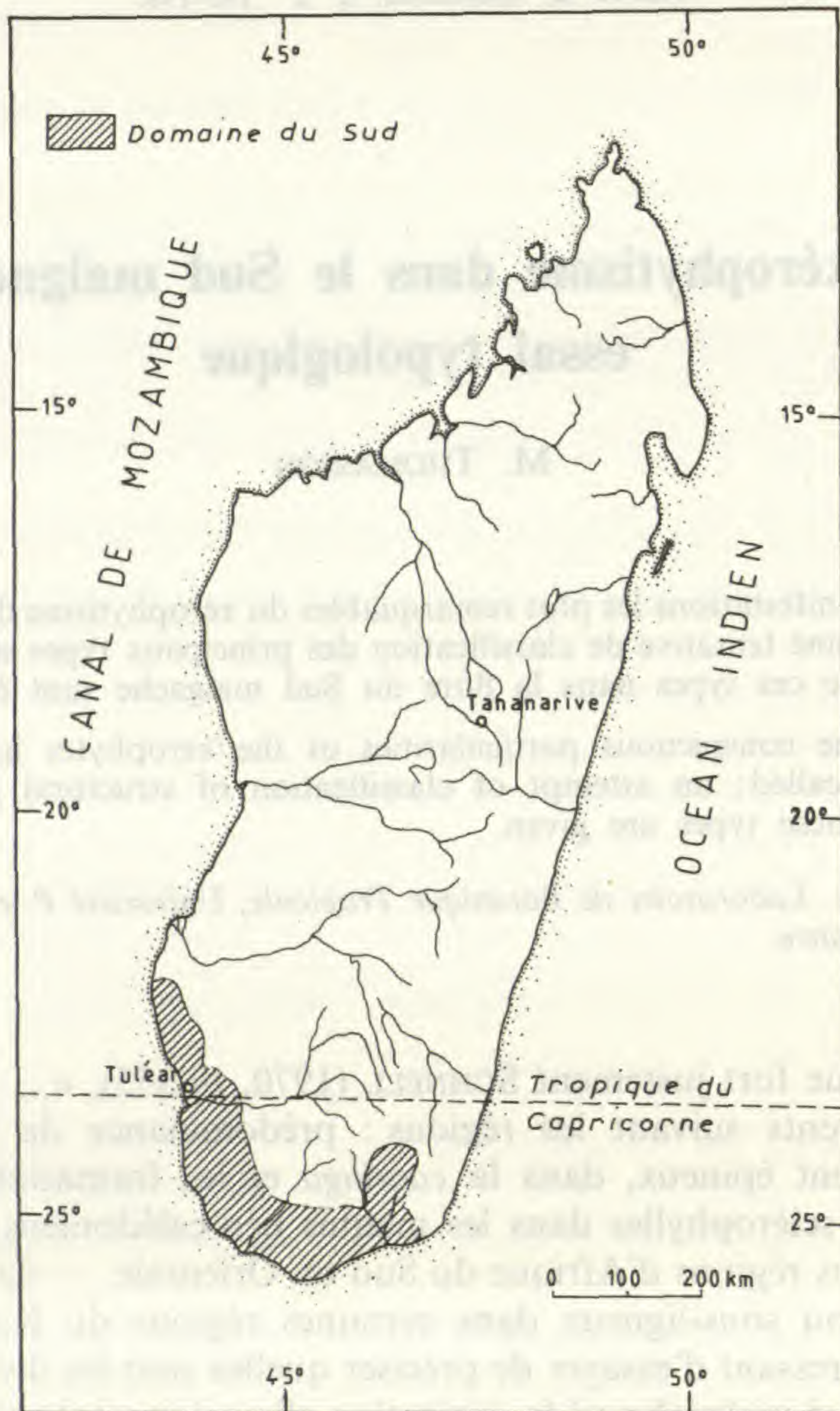


Fig. 1. — Localisation à Madagascar du Domaine phytogéographique du Sud.

C'est avec l'œil du morphologiste ou celui de l'écologiste qu'on peut tenter de définir les types structuraux liés à un milieu donné (cf. LEBRUN, 1966, p. 165). Toutefois, ces deux façons d'aborder le problème ne nous semblent pas fondamentalement différentes, la relation milieu/structures apparaissant comme symétrique en première approximation, et si c'est un système avant tout physionomique que nous proposons, sa signification écologique est réelle ainsi que l'attestent nos observations antérieures (M. THOMASSON, 1971, 1972*a*, 1972*c*, 1974, 1977).

Avant d'établir un système, il convient de bien « peser » chaque caractère en fonction de sa signification biologique (cf. à ce sujet SAUVAGE, 1966), et c'est ainsi par exemple que nous avons abandonné la distinction entre rameaux monopodiaux et rameaux sympodiaux (voir M. THOMASSON, 1972*b*). Il faut aussi s'efforcer de hiérarchiser les caractères, certains ayant une valeur écologique majeure, d'autres au contraire, subordonnés aux précédents, n'ayant guère

qu'un sens morphologique. Ceci nous a conduit à éliminer la distinction entre végétaux à tronc différencié unique et végétaux multicaules, sans tronc différencié (M. THOMASSON, 1977), cette subdivision faisant double emploi avec deux autres critères biologiquement plus importants, dimensions foliaires et densité de ramification des rameaux. Ne pas multiplier à l'extrême les types structuraux, tout en traduisant la diversité des solutions adoptées par la nature, tel a été notre principal souci.

Comme préalable à l'exposé de notre système, il nous paraît utile de récapituler les caractéristiques essentielles qui font l'originalité de la végétation du Sud malgache.

LES PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

La première évidence qui s'impose à l'observateur est le caractère foncièrement vivace des constituants de la végétation : les thérophytes sont rares et leur existence est très fugace. Ils correspondent à la notion d'éphémérophytes et ne se rencontrent que dans les parties éclaircies de la végétation (layons, clairières) où ils peuvent former un tapis clairsemé (*Cleome tenella* L., *Chloris boivinii* A. Camus, *Eragrostis capuronii* A. Camus, *E. chabouisii* Bosser, ...).

Si l'essentiel de la végétation est constitué d'espèces vivaces, certains types biologiques y sont très mal représentés :

— Les géophytes bulbeux sont peu nombreux. Une espèce assez fréquente est le *Dipcadi hyacinthoides* Bak., poussant sur des dunes de sables jaunes, parfois relativement abondante dans les zones où la végétation est ouverte, mais la durée d'existence de ses parties aériennes est brève. On peut également citer, beaucoup moins fréquents, le *Crinum firmifolium* Bak. var. *xerophilum* H. Perr. sur sols calcimorphes, et le *Gloriosa virescens* Lindl. sur sols rubéfiés décalcifiés.

— Les épiphytes phanérogamiques sont exceptionnels et nous n'en avons vu que dans la forêt à *Didierea madagascariensis* Baillon développée sur sables roux au nord de Tuléar (*Aerangis decaryana* H. Perr. ainsi qu'une autre espèce d'Orchidées de dimensions très réduites). Par contre, des lichens fruticuleux (*Roccella spp.*) peuvent exister, parfois relativement abondants à proximité du littoral. Nous avons également vu une Usnée dans les fourrés à *Alluaudia spp.* au sud d'Ampanihy. Nous ne considérons pas ici comme épiphytes les Vanilles aphylles lianescentes qui, dans les stades âgés, ont les parties basales de la tige qui se dessèchent et finissent par disparaître.

— Les hémicryptophytes sont également de peu d'importance et ne jouent pratiquement aucun rôle dans le paysage végétal.

— Les lianes par contre sont beaucoup mieux représentées (15 à 25 % du spectre biologique brut selon les groupements végétaux). Elles sont morphologiquement variées, avec des types herbacés comme le *Dioscorea fandra* H. Perr. (qui est une géophyte) et surtout ligneux, crassulescents ou non, aphylles ou feuillés.

— Chamaephytes et surtout phanérophytes sont, en définitive, les éléments dominants de la végétation (ils représentent 60 à 70 % du spectre biologique brut selon les groupements végétaux), avec une remarquable gamme de formes qui, chacune, représente un aspect de l' « adaptation » au xérophytisme.

PARTICULARITÉS RAMÉALES

RAMIFICATION.

Ce qui frappe avant tout est l'extrême abondance de la ramification chez un grand nombre d'espèces (M. THOMASSON, 1974).

La fréquence des rameaux courts ou de structures analogues est tout à fait remarquable (M. THOMASSON, 1974) ; par structures analogues, nous entendons les rameaux à croissance lente et susceptibles de se ramifier (*Holmskioldia microphylla* Mold.) et les extrémités à entre-nœuds courts des articles sympodiaux de certains *Terminalia*.

Remarquable également est la fréquence des rameaux divariqués (M. THOMASSON, 1974), le zig-zag pouvant être d'origine monopodiale (*Commiphora monstruosa* (H. Perr.) R. Cap., *Decarya madagascariensis* Choux) ou sympodiale (*Terminalia divaricata* H. Perr., certains *Croton*). Parfois, la ramification se fait à 90° et ceci confère à la plante une physionomie très particulière. Ce phénomène intervient non seulement chez des lianes (*Helinus ovatus* E. Mey., *Loeseneriella rubiginosa* (H. Perr.) N. Hallé, *Reissantia angustipetala* (H. Perr.) N. Hallé [1]) mais aussi chez des ligneux érigés (*Capuronia madagascariensis* Lourt., *Clerodendrum globosum* Mold., *Terminalia ulexoides* H. Perr., ...). Les espèces à rameaux divariqués représentent 16 % de l'échantillon de flore qui a servi de base à l'élaboration de ce travail (soit une trentaine d'espèces) et ce chiffre est d'autant plus remarquable que WENT (1971) signale le rameau divariqué comme une particularité néo-zélandaise, allant même jusqu'à affirmer : « ... the divaricate shrub ... does not occur anywhere else... » (p. 202). On peut par ailleurs noter l'absence d'affinités systématiques entre les espèces divariquées malgaches et néo-zélandaises.

CRASSULESCENCE.

Un certain nombre d'espèces présentent des axes crassulescents à des degrés divers. Même si ces espèces ne sont pas numériquement nombreuses, la place qu'elles tiennent dans la végétation est parfois importante (Euphorbes coralliformes) et confère au peuplement végétal une physionomie bien particulière.

Cette crassulescence peut n'affecter que le rameau, mais elle peut aussi s'étendre au tronc : espèces pachycaules. Toutes les plantes pachycaules ne sont pas crassulescentes, certaines espèces à tronc renflé étant fortement lignifiées (cf. KERAUDREN, 1966, p. 161). Nous n'avons pas jugé nécessaire de distinguer ici les pachycaules charnus des pachycaules ligneux.

SPINESCENCE.

La présence d'aiguillons reste un phénomène rare (*Zanthoxylum decaryi* H. Perr.) mais plusieurs espèces différencient des épines raméales. Généralement, il s'agit de rameaux courts transformés (*Lycium tenue* Willd.), mais parfois c'est l'extrémité d'un article sympodial qui se transforme en épine (*Terminalia ulexoides* H. Perr.). Des épines à valeur raméale existent chez certains Pachypodes (cf. *infra*).

1. Ces deux dernières espèces étaient anciennement rangées dans le genre *Hippocratea*; voir à ce sujet HALLÉ (1978).

PARTICULARITÉS FOLIAIRES

Les espèces à feuilles persistantes sont assez peu fréquentes; il s'agit soit d'espèces à feuilles charnues (*Aloe spp., Kalanchoe spp., Alluaudia comosa* Drake, ...), soit de plantes à feuilles plus ou moins coriaces (*Ficus pyrifolia* Lam. var. *meridionalis* H. Perr.) montrant parfois une nette tendance à la sclérophyllie (*Erythroxylum retusum* Baillon ex O. E. Schulz, *Tarenna spp.*).

La caducité foliaire est donc un phénomène général, mais qui s'exprime de façons fort diverses d'une espèce à l'autre, et on trouve tous les intermédiaires depuis des plantes à feuillage semi-persistant, coriace (*Comoranthus minor* H. Perr.), souvent très réduit (*Diospyros spp.*), jusqu'à des plantes à feuillage caduc dès que le manque d'eau commence à se faire sentir (*Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr.), les feuilles dans ce dernier cas étant généralement beaucoup plus grandes et de consistance molle.

Rappelons un cas très remarquable de caducité foliaire qui s'observe chez deux espèces de Capparidacées, le *Maerua filiformis* Drake et le *Thylachium pouponii* Aubrév. & Pellegr. : une zone d'abscission se différencie précocement au sommet du pétiole; le limbe est donc caduc et les pétioles, persistants, assurent seuls la fonction chlorophyllienne dans la suite du cycle végétatif. Il est intéressant de noter que les limbes du *Maerua filiformis*, apparemment dépourvus de tout dispositif de résistance à la sécheresse, sont beaucoup plus éphémères que ceux du *Thylachium pouponii*, plus ou moins charnus et coriaces.

DIMENSIONS.

La tendance générale est à la réduction des dimensions foliaires et la classe des nanophylles (au sens de RAUNKIAER, 1934) est nettement dominante dans la végétation (M. THOMASSON, 1971, 1974). Cette réduction de la feuille apparaît liée au port de la plante — arbustif ou buissonnant (M. THOMASSON, 1977) — et surout à la densité de ramification (M. THOMASSON, 1974). Une corrélation semble exister entre les dimensions foliaires et la façon dont les feuilles se localisent sur le rameau, les feuilles les plus grandes étant bien souvent groupées en bouquets à l'extrémité des rameaux (*Erythrophysa aesculina* Baillon, *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., ...), les plus petites étant portées par des rameaux courts (*Diospyros spp., Commiphora monstruosa* (H. Perr.) R. Cap.) ou des structures analogues (*Terminalia cyanocarpa* R. Cap., *T. divaricata* H. Perr., ...). Voir à ce sujet M. THOMASSON (1974).

Le cas très particulier du *Dicoma grandidieri* (Drake) H. Humb. vaut d'être rappelé : ses feuilles, très réduites et aciculaires, sont étroitement imbriquées sur les axes ce qui confère à la plante un port éricoïde tout à fait exceptionnel dans la végétation du Sud malgache.

APHYLLIE.

L'aphyllie n'est pas rare dans la végétation du Sud malgache et peut, en première approximation, être considérée comme un cas d'extrême réduction de la feuille. Toutefois, un

examen détaillé de quelques espèces « aphylles » montre que ce phénomène relève de trois processus différents :

— Espèces ne différenciant jamais de limbe (*Decarya madagascariensis* Choux, *Euphorbia stenoclada* Baillon [1]).

— Espèces à feuilles très réduites, écailleuses et non chlorophylliennes (*Maerua nuda* Scott Elliot, *Henonia scoparia* Moq., *Plumbago aphylla* Boj.).

— Espèces différenciant des limbes chlorophylliens, très réduits et très rapidement caducs (diverses espèces de *Cynanchum* et de *Decanema*, la majorité des Euphorbes coralliformes), parfois mieux développés (*Vanilla sp.* où le limbe, charnu, n'est pas immédiatement caduc et se dessèche sur l'axe).

Ce dernier cas pose le problème de la délimitation précise entre espèces aphylles et espèces feuillées : doit-on ranger des plantes comme *Euphorbia orthoclada* Bak. ou *Notonia madagascariensis* H. Humb., qui peuvent conserver leurs feuilles assez longtemps, parmi les espèces feuillées ? Nous préférons les considérer comme un cas particulier d'aphyllie car l'essentiel de la fonction chlorophyllienne est ici assurée par la tige et la durée de vie de la feuille reste brève en regard de la durée du cycle de vie active de la plante.

CRASSULESCENCE.

Nombre d'espèces montrent une tendance à la crassulescence foliaire (*Boscia longifolia* Hadj-Moust.) ; toutefois, les feuilles véritablement charnues ne se rencontrent que chez un petit nombre d'espèces, mais celles-ci sont parfois spectaculaires (*Aloe spp.*, *Xerosicyos danguyi* H. Humb., *Kalanchoe grandidieri* Baillon, *K. beharensis* Drake). La présence très fréquente d'un indumentum dense sur la feuille du *Kalanchoe beharensis* mérite d'être rappelée : c'est, à notre connaissance, la seule espèce crassifoliée du Sud malgache à présenter ce phénomène.

SPINESCENCE.

La transformation de tout ou partie de la feuille en épine s'observe chez un certain nombre d'espèces : chez les Didiéréacées, ce sont la ou les premières feuilles des rameaux courts qui se transforment en épine ; chez les Légumineuses (*Mimosa delicatula* Baillon) ce sont les stipules qui peuvent se transformer en épines (celles-ci étant alors géminées) ; d'autres espèces de Mimosées ont des épines par trois axillant un rameau court (la feuille et les stipules sont ici transformées) ; des épines stipulaires se rencontrent également chez les Euphorbes du groupe *millii* Desmoul. (par exemple *E. millii* var. *tulearensis* Ursch & Léandri) et chez *Pachypodium rutenbergianum* Vatke [2] ; d'autres plantes différencient des dents épineuses sur la marge du limbe (*Aloe divaricata* Berger, *Blepharis calcitrapa* Benoist : cette dernière espèce, dont R. BENOIST a reconnu plusieurs variétés, présente d'importantes variations de la spinescence en rapport semble-t-il avec l'aridité du milieu de végétation, les formes les plus épineuses se rencontrant dans les milieux les plus arides).

1. Il est à noter que « ... au niveau végétatif (il existe des feuilles) pouvant se développer dans des conditions exceptionnelles d'humidité atmosphérique » (G. TOMASSON, 1972).

2. Chez *Pachypodium geayi* Cost. & Bois et *P. lamerei* Drake, les épines sont groupées par trois : les deux latérales sont considérées comme ayant une valeur stipulaire, la centrale correspondant à un rameau court modifié (voir UHLARZ, 1975).

ÉPIDERMES

Stomates.

Les observations que nous avons pu faire montrent que la présence de stomates sur les deux faces du limbe est en relation avec l'aridité ; bien plus, pour un milieu donné, ce caractère est plus fréquent chez les espèces présentant certaines structures adaptatives à la sécheresse (feuilles de dimensions réduites, présence de rameaux courts par exemple).

Cire.

De très nombreuses espèces ont leurs épidermes imperméabilisés par une importante couche cireuse, et ceci se traduit par une teinte vert glauque, voire grisâtre, de la végétation. Une des espèces les plus remarquables à cet égard est le *Kalanchoe grandidieri* Baillon chez lequel l'enveloppe cireuse des axes peut dépasser1 mm d'épaisseur (le même phénomène existe chez le *K. beharensis* Drake).

PARTICULARITÉS DE L'APPAREIL SOUTERRAIN

L'appareil souterrain est fort mal connu. Pour mémoire, nous rappellerons que des renflements divers de cet appareil ont été signalés chez quelques espèces (*Dioscorea spp.*, *Euphorbia françoisii* Léandri, *Dolichos fangitsy* R. Vig., *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., des Cucurbitacées, ...), mais aucun résultat n'est disponible concernant l'architecture des appareils racinaires.

REVIVISCENCE

Ce phénomène s'observe chez deux espèces de *Selaginella* qui, par places, peuvent être très abondantes et former un tapis subcontinu sur le sol. Certaines formes du *Xerophyta dasylirioides* Bak. semblent également capables de reverdir après avoir subi une importante dessication [1].

FLORAISON

Nombre d'espèces sont données pour fleurir vers le mois de novembre, soit quelque temps avant le maximum statistique des pluies qui se situe en janvier. On peut toutefois trouver des espèces fructifiées à n'importe quelle époque de l'année, y compris en saison froide, aux mois de juillet-août, au plus fort de la période sèche.

1. Rappelons par ailleurs la structure très particulière des *Xerophyta* qui constitue un remarquable exemple d'adaptation au xérophytisme (voir à ce sujet Ladha, 1967).

A côté d'espèces fleurissant à date fixe (*Oeceoclades sp.* en mai par exemple) et pour lesquelles on peut penser à un rythme endogène, il en existe d'autres dont l'époque de floraison, très fluctuante, est vraisemblablement à mettre en rapport avec les pluies. Enfin, beaucoup d'espèces ne fleurissent pas chaque année, la floraison paraissant même exceptionnelle chez certaines.

En définitive, on peut penser que, chez certaines espèces, la floraison dépend d'un rythme endogène, alors que chez d'autres — peut-être la majorité — cette floraison pourrait être sous la dépendance de facteurs climatiques (pluies, températures).

ESSAI TYPOLOGIQUE

Parmi les particularités rappelées ci-dessus, certaines peuvent être utilisées pour définir les types structuraux existant dans la végétation du Sud malgache : caractéristiques foliaires et raméales ou crassulencence, qui sont directement visibles et ont une signification écologique nette. D'autres seront laissées de côté, qui sont insuffisamment connues (biologie de la floraison, structure des appareils souterrains) ou difficiles à observer (caractères épidermiques).

Nous n'avons pas fait intervenir l'existence éventuelle de rameaux divariqués. Leur présence dans la végétation est certes remarquable du point de vue physionomique. Toutefois, il ne semble pas que ce caractère ait une signification écologique particulière : en effet, il n'existe pas de différence, autre que morphologique, entre les espèces à rameaux en zig-zag et celles qui ont une ramification abondante et des feuilles réduites (M. THOMASSON, 1972*c*), et distinguer ce caractère n'aurait fait que multiplier inutilement le nombre de types que nous avons reconnus. Il n'en reste pas moins que nous jugeons nécessaire, du fait de sa rareté sur le plan mondial, d'insister sur la fréquence du rameau divariqué chez les xérophytes du Sud malgache.

La spinescence, qui intervient chez 20 % des espèces de l'échantillon de flore utilisé pour cette étude, n'a pas non plus été retenue comme caractère significatif au point de vue écologique du fait qu'il n'apparaît pas de corrélation marquée entre aridité et fréquence des espèces épineuses (M. THOMASSON, 1974). Ce caractère n'est donc qu'évoqué dans ce qui suit.

Les subdivisions majeures de notre classification font appel aux caractères foliaires et à la ramification; la crassulescence en fournit les subdivisions ultimes. Précisons enfin que notre travail ne concerne que les formes biologiques dominantes de la végétation (lianes, chamaephytes et phanérophytes).

LIANES

1. Appareil aérien annuel.
   Exemples : *Corallocarpus perrieri* Keraudr., *Ipomoea sp.*, *Clitoria heterophylla* Lam., *Dioscorea spp.*

1'. Appareil aérien vivace.
  2. Tiges feuillées.
    3. Pas de rameaux courts ni de structures analogues.
      4. Espèces non crassulescentes.
        Exemples : *Helinus ovatus* E. Mey., *Paederia sp. Loeseneriella rubiginosa* (H. Perr.) N. Hallé, *Reissantia angustipetala* (H. Perr.) N. Hallé, *Capparis spinosa* var. *pyracantha*

Boj., *Aristolochia acuminata* Lam., *Cissus bosseri* Descoings, *Tristellateia greveana* Baillon, *Gonocrypta grevei* Baillon, *Leptadenia reticulata* Wight, *Marsdenia cordifolia* Choux, ...
Cas particulier : axes à entre-nœuds courts (*Leucosalpa spp.*).

4′. Espèces crassulescentes.
La crassulescence peut-être uniquement raméale (*Marsdenia sp.*) ou uniquement foliaire (*Xerosicyos danguyi* H. Humb., *Kalanchoe scandens* H. Perr.). Sont à classer ici certaines lianes pachycaules comme *Adenia spp.* ou *Cyphostemma laza* Descoings. Le *Cyphostemma elephantopus* Descoings est à la fois pachycaule et crassifolié.

3′. Des rameaux courts ou des structures analogues.
Exemples : *Dolichos sp., Combretum grandidieri* Baillon, *Secamone cristata* Jum. & H. Perr., ...

2′. Tiges aphylles.

5. Espèces non crassulescentes.
Il s'agit là de représentants du genre *Asparagus* dont les six espèces existant dans le Sud malgache présentent les caractères suivants :
+ Axes aériens rectilignes.
— Plantes non épineuses : *Asparagus sp., A. calcicolus* H. Perr.
— Plantes épineuses.
• Epines foliaires : *A. vaginellatus* Boj. ex Bak.
• Epines raméales (cladodes aciculaires) : *A. schumanianus* Schltr.
+ Axes aériens en zig-zag.
— Plante non épineuse : *A. mahafalensis* H. Perr.
— Pante épineuse : *A. greveanus* H. Perr.

5′. Espèces crassulescentes.
Exemples : *Cynanchum spp., Decanema spp., Folotsia grandiflorum* Jum. & H. Perr., *Seyrigia gracilis* Keraudr., *Vanilla sp.*, ...

VÉGÉTAUX ÉRIGÉS

1. Tiges feuillées.

2. Axes peu ramifiés.

3. Feuilles grandes (mésophylles en général ou microphylles)[1].

4. Espèces non crassulescentes.

5. Feuilles souvent molles, toujours caduques, grandes (mésophylles).
Exemples : *Millettia sp., Albizia polyphylla* Fournier, *Tetrapterocarpon geayi* H. Humb., *Zanha suavaeolens* R. Cap., *Ficus marmorata* Boj. ex Bak., *Kosteletzkia diplocrater* Hochr., *Dombeya triumfettifolia* Boj., *Stereospermum variabile* H. Perr., *Fernandoa madagascariensis* (Bak.) Gentry, *Cedrelopsis grevei* Baillon, *Neobeguea mahafalensis* Leroy, *Genipa sp.*, ...

5′. Feuilles plus ou moins coriaces et persistantes, généralement plus petites que les précédentes (microphylles).
Exemples : *Boscia longifolia* Hadj-Moust., *B. madagascariensis* Hadj-Moust., *Salvadora angustifolia* Turill, *Erythroxylum retusum* Baillon ex O. E. Schulz, *Ficus pyrifolia* Lam. var. *meridionalis* H. Perr., *Tarenna spp., Comoranthus minor* H. Perr., *Phyllarthron bernierianum* Seem., ...
Cas particulier : *Thylachium pouponii* Aubrév. & Pellegr.

4′. Espèces crassulescentes.

6. Feuilles persistantes (et crassulescence foliaire).
Ce type correspond essentiellement aux représentants des genres *Kalanchoe* (*K. grandidieri* Baillon, *K. beharensis* Drake, ...) et *Aloe*.

1. Les classes foliaires définies par RAUNKIAER (1934) sont les suivantes : Leptophylles (moins de 25 mm²); Nanophylles (de 25 à 225 mm²) ; Microphylles (de 225 à 2025 mm²) ; Mésophylles (de 2025 à 18225 mm²) ; Macrophylles (de 18225 à 164025 mm²) ; Mégaphylles (plus de 164025 mm²).

6′. Feuilles caduques (et crassulescence raméale ou pachycaulie).
Exemples : *Colvillea racemosa* Boj., *Delonix floribunda* (Baillon) R. Cap., *D. adansonioides* (R. Vig.) R. Cap., *Moringa drouhardii* Jum., *Commiphora aprevalii* (Baillon) Guillaumin, *C. lamii* H. Perr., *Adansonia spp.*, *Euphorbia antso* Baillon, *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., *Givotia madagascariensis* Baillon, *Gyrocarpus americanus* Jacq. *Uncarina stellulifera* H. Humb., *Poupartia minor* (Boj.) L. March.
Certaines espèces rattachées à ce type sont épineuses : *Zanthoxylum decaryi* H. Perr., *Euphorbia millii* var. *tulearensis* Ursch & Léandri, *Pachypodium spp.*, ...

3′. Feuilles petites (lepto- et nanophylles en général, parfois microphylles).
7. Espèces non crassulescentes.
8. Port éricoïde (entre-nœuds très courts, feuilles aciculaires).
Exemple : *Dicoma grandidieri* (Drake) H. Humb.
8′. Port non éricoïde, entre-nœuds plus longs.
Exemples : *Lasiosiphon decaryi* var. *littoralis* Léandri, *Dicoma incana* (Bak.) O. Hoffm., *Psiadia altissima* (DC.) Benth. & Hook., *Koehneria madagascariensis* (Bak.) Graham, Tobe & Baas, *Polycline proteiformis* H. Humb., *Ruellia detonsa* Benoist, *R. misera* Benoist, *Lasiocladus anthospermifolius* Boj. ex Ness *in* DC., *Lepidagathis grandidieri* Benoist, *Anisotes madagascariensis* Benoist, *Ecbolium linneanum* Kurtz, *Grewia tulearensis* R. Cap., *Melhania perrieri* (Hochr.) Arènes, *M. tulearensis* Arènes, *Perrierophytum humbertii* var. *humbertii* Hochr., *Croton spp.*, ...
Certaines des espèces rattachées à ce type sont épineuses : *Azima tetracantha* Lam., *Barleria humbertii* Benoist.
Cas particuliers : *Maerua filiformis* Drake, *Rhopalopilia perrieri* Cavaco & Keraudr. (cette espèce a des rameaux chlorophylliens et est donc capable de poursuivre son cycle végétatif après la chute des feuilles), *Brenierea insignis* H. Humb. (dont les axes sont cladodiformes).
7′. Espèces crassulescentes.
Exemples : *Zygophyllum madecassum* H. Perr., *Kalanchoe linearifolia* Drake, *Senecio crassissimus* H. Humb., *Ruellia albopurpurea* Benoist, *R. latisepala* Benoist, *Euphorbia françoisii* Léandri, ...

2′. Axes très ramifiés.
9. Pas de rameaux courts ni de structures analogues.
10. Espèces non crassulescentes.
Exemples : *Physena sessiliflora* Tul., *Grewia grevei* Baillon, *Vernonia sublutea* Scott Elliot, *V. antandroy* H. Humb., *Croton spp.*, *Blepharis calcitrapa* Benoist, *Mundulea pungens* R. Vig., ...
10′. Espèces crassulescentes.
Exemple : *Zygophyllum depauperatum* Drake.
9′. Des rameaux courts ou des structures analogues.
11. Espèces non crassulescentes.
Exemples : *Rhigozum madagascariense* Drake, *Stereospermum nematocarpum* DC., *Clerodendrum globosum* Mold., *Holmskioldia microphylla* Mold., *Cordia sp.*, *Colubrina alluaudii* (H. Perr.) R. Cap., *Securinega capuronii* Léandri, *Euphorbia obcordata* M. Denis, *Phyllanthus sp.*, *Capurodendron androyense* Aubrév., *Indigofera compressa* Lam., *Chadsia grevei* Drake, *Bauhinia grandidieri* Baillon, *Cassia meridionalis* R. Vig., *Albizia atakataka* R. Cap., *A. commiphoroides* R. Cap., *A. divaricata* R. Cap., *Psilotrichum madagascariense* Cavaco, *Aerva triangularifolia* Cavaco, *A. madagassica* Suessenguth, *Mollugo decandra* Scott Elliot, *Talinella grevei* Baillon, *Tarenna sp.*, *Gardenia sp.*, *Megistostegium nodulosum* Hochr., *Neohumbertiella decaryi* Hochr., *Humbertiella quararibeoides* Hochr., *Grewia geayi* R. Vig., *Cadaba virgata* Boj., *Diospyros manampetsae* H. Perr., *D. humbertiana* H. Perr., *D. latispathulata* H. Perr., *Commiphora orbicularis* Engl. *in* DC., *C. sinuata* H. Perr., *C. monstruosa* (H. Perr.) R. Cap., *C. mahafalensis* R. Cap., *Operculicarya decaryi* H. Perr., *Terminalia divaricata* H. Perr., *T. cyanocarpa* R. Cap., *T. gracilis* R. Cap., ...
Certaines espèces rattachées à ce groupe sont épineuses : *Capuronia madagascariensis* Lourt., *Flacourtia ramontchii* L'Hérit., *Commiphora simplicifolia* H. Perr., *Barleria spp.*,

Mimosa delicatula Baillon, *Terminalia ulexoides* H. Perr., *Maytenus polyacantha* (Sond.) Marais, *Ximenia perrieri* Cavaco & Keraudr., ...

11′. Espèces crassulescentes (et épineuses).
Exemples : *Didierea spp., Alluaudia spp., Alluaudiopsis spp.., Lycium tenue* Willd.

1′. Tiges aphylles.

12. Pas de rameaux courts.

13. Espèces non crassulescentes.
Exemples : *Henonia scoparia* Moq., *Maerua nuda* Scott Elliot, *Plumbago aphylla* Boj.

13′. Espèces crassulescentes.
Exemples : Euphorbes coralliformes en général (*E. laro* Drake, *E. fiherenensis* H. Poiss., *E. alluaudii* subsp. *oncoclada* (Drake) Friedmann & Cremers, *E. plagiantha* Drake, *Stapelianthus spp.*, ...
Cas particuliers (feuilles pouvant être tardivement caduques) : *Notonia madagascariensis* H. Humb., *Euphorbia orthoclada* Bak.

12′. Des rameaux courts ; espèces crassulescentes et épineuses.
Exemples : *Euphorbia stenoclada* Baillon, *Alluaudia dumosa* Drake, *Decarya madagascariensis* Choux.

1 - Espèces annuelles	15 %			
1'- Espèces vivaces				
2 - Espèces feuillées				
3 - Pas de rameaux courts				
4 - Espèces non crassulescentes	30 %	40 %	50 %	
4' - Espèces crassulescentes	10 %			85 %
3' - Des rameaux courts		10 %		
2' - Espèces aphylles				
5 - Espèces non crassulescentes		10 %	35 %	
5' - Espèces crassulescentes		25 %		

TABLEAU 1 : Fréquences des types morphologiques de *Lianes*.

La question qui se pose est de savoir quelle est l'importance relative des types énumérés ci-dessus dans la flore du Sud malgache. L'échantillon de flore ayant servi de base à l'élaboration de ce travail provient pour l'essentiel des environs de Tuléar ; il est composé d'espèces des fourrés xérophiles développés tant sur sables jaunes et sables roux que sur lithosols calcaires ; quelques unités taxinomiques (dont des Didiéréacées) dont l'aire de répartition est plus méridionale y ont été adjointes. Au total, notre échantillon de référence compte 230 espèces, la plupart citées plus haut, dont une cinquantaine d'espèces lianescentes et 180 espèces chamaephytiques et phanérophytiques ; à l'évidence, il n'est pas exhaustif, la flore xérophytique du Sud de Madagascar étant beaucoup plus riche. Nous pensons néanmoins que cet échantillon est suffisamment représentatif pour servir à l'évaluation des fréquences des divers types de xérophytes (il nous est toutefois impossible de préciser la part qu'il représente dans l'ensemble de la flore qui reste encore insuffisamment connue). Les chiffres que nous

fournissons (Tableaux 1 et 2) ont été arrondis, seul nous paraissent importer l'ordre de grandeur des résultats ; il va de soi que si on devait comparer entre elles les différentes stations du Sud, alors des chiffres beaucoup plus précis seraient nécessaires. Par ailleurs, nos chiffres sont bruts et ne tiennent pas compte de l'abondance relative des différentes espèces : ce sont les aspect du xérophytisme dans une flore que nous avons étudiés ; bien évidemment, la même étude menée dans un type de végétation donné devrait faire intervenir la fréquence des espèces.

1 - Espèces feuillées					
2 - Espèces peu ramifiées					
3 - Feuilles grandes					
4 - Espèces non crassulescentes					
Espèces caducifoliées	6 %	12 %			
Feuilles plus ou moins persistantes	6 %		28 %		
4' - Espèces crassulescentes ou pachycaules					
Feuilles persistantes	3 %	16 %		44 %	
Feuilles caduques	13 %				
3' - Feuilles petites					
5 - Espèces non crassulescentes					92 %
6 - Port éricoïde	0,5 %	13 %	16 %		
6' - Port non éricoïde	12,5 %				
5' - Espèces crassulescentes	3 %				
2' - Espèces très ramifiées					
7 - Pas de rameaux courts					
8 - Espèces non crassulescentes	8 %		9 %		
8' - Espèces crassulescentes	1 %			48 %	
7' - Des rameaux courts					
9 - Espèces non crassulescentes	33 %		39 %		
9' - Espèces crassulescentes	6 %				
1' - Espèces aphylles					
10 - Pas de rameaux courts					
11 - Espèces non crassulescentes	2 %			7 %	8 %
11' - Espèces crassulescentes	5 %				
10' - Des rameaux courts				1 %	

TABLEAU 2 : Fréquences des types morphologiques de *Végétaux ligneux érigés*.

CONCLUSION

Parmi les chamaephytes et phanérophytes, le type dominant est un végétal très ramifié à feuilles petites portées par des rameaux courts (35 % des espèces). Chez les lianes, arrivant en deuxième position après des espèces feuillées, non crassulescentes et dépourvues de rameaux courts (30 % des espèces), c'est le type aphylle crassulescent dont la fréquence (25 %) est particulièrement remarquable.

Il est également remarquable de constater que la répartition de la crassulescence est très variable selon les types physionomiques. Ce caractère a une fréquence comparable chez les espèces lianescentes (35 %) et chez les espèces érigées (32 %) ; chez les plantes aphylles, qu'elles soient lianescentes ou érigées, la fréquence est encore à peu près constante (respectivement 71 % et 75 %). Par contre, chez les chamaephytes et phanérophytes feuillés, la crassulescence est beaucoup mieux représentée chez les espèces à grandes feuilles (dont 57 % sont charnues à des degrés divers, surtout au niveau des axes) que chez les espèces à petites feuilles (dont seulement 15 % présentent ce caractère).

Pour tenter d'expliquer une telle répartition de la crassulescence, on peut invoquer les arguments suivants :

— Une plante aphylle, même si elle présente le meilleur rapport surface/volume, ne peut réduire ses surfaces transpirantes durant la période sèche, et disposer de réserves d'eau constituera pour elle un avantage : une espèce aphylle et crassulescente se trouvera donc favorisée, mieux adaptée en somme qu'une espèce simplement aphylle.

— Chez les plantes feuillées, l'économie d'eau suppose — sauf mécanismes particuliers — la caducité foliaire ou la réduction de la superficie foliaire ; les surfaces transpirantes étant en rapport avec les dimensions foliaires, les espèces à grandes feuilles risquent d'avoir des déperditions d'eau importantes car, comme le font remarquer Killian & Lemée (1956), « les xérophytes transpirent autant, ou même davantage, que les mésophytes et les hygrophytes en fonction de la surface lorsqu'elles sont bien approvisionnées en eau ». Ces plantes seront donc favorisées si elles sont capables de stocker l'eau. Cette nécessité de stocker l'eau est beaucoup moins vitale pour des espèces à petites feuilles, dont les surfaces transpirantes sont considérablement plus réduites. Il n'en reste pas moins que l'acquisition de la succulence constitue, pour ces dernières, un atout supplémentaire (cas de l'*Operculicarya decaryi* H. Perr., arbuste pachycaule très ramifié à feuilles petites portées par des rameaux courts).

Les quelques remarques ci-dessus concernant la succulence ne tiennent compte bien sûr que des appareils aériens. La crassulescence doit affecter bon nombre d'appareils souterrains (la partie la plus renflée de l'axe du *Cyphostemma elephantopus* Descoings est souterraine) et une connaissance approfondie des structures hypogées des xérophytes du Sud malgache serait certainement des plus intéressantes.

BIBLIOGRAPHIE

HALLÉ, N., 1978. — Révision monographique des Hippocratéacées (Célastr.) : I. Les espèces de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 17 (4) : 397-414.

HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., 1965. — Carte de la Végétation de Madagascar. Pondichéry, 3 coupures, notice 164 p.

KERAUDREN, M., 1966. — Types biologiques et types de succulence chez quelques végétaux des « fourrés » du Sud-Ouest de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* Colloque de morphologie : 157-163.

KILLIAN, C. & LEMÉE, G., 1956. — Les xérophytes : leur économie d'eau. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Springer Verlag ed., vol. III : 787-824.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MORAT, P., 1974. — *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer ed. (Vaduz), 1 vol., 687 p.

LADHA, R., 1967. — *Le genre Xerophyta à Madagascar*. Fac. des Sc., Tananarive, 56 p. multigr.

LEBRUN, J., 1966. — Les formes biologiques dans les végétations tropicales. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* Colloque de morphologie : 164-175.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Musée Colon. Marseille*, 3e sér., 9 : 1-268.

POISSON, H., 1912. — *Recherches sur la flore méridionale de Madagascar*. Thèse, Paris, 1 vol.

RAUNKIAER, C., 1934. — *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, 1 vol., 632 p.

SAUVAGE, C., 1966. — Remarques sur la classification des types biologiques. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* Colloque de morphologie : 5-13.

SCHNELL, R., 1970-71. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Gautiers-Villars, 2 vol., 951 p.

THOMASSON, G., 1972. — Remarques sur l'Euphorbia stenoclada Baill. *Adansonia*, sér. 2, 12 (3) : 453-460.

THOMASSON, M., 1971. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). I : Spectres biologiques foliaires. *Bull. Soc. Bot. France* 118 : 749-752.

THOMASSON, M., 1972*a*. — *Idem*. II : Superficies foliaires et ramification chez les végétaux ligneux. *Candollea* 27 (1) : 7-13.

THOMASSON, M., 1972*b*. — *Idem*. III : Modes de ramification des végétaux ligneux. *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 207-214.

THOMASSON, M., 1972*c*. — *Idem*. IV : Modèles de ramification et surface foliaire. *Adansonia*, sér. 2, 12 (3) : 447-452.

THOMASSON, M., 1974. — Essai sur la physionomie de la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3e sér., 250 : 1-27.

THOMASSON, M., 1977. — Ecomorphologie et port des végétaux. Exemple de quelques formations ligneuses de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3e sér., 460 : 49-69.

UHLARZ, H., 1975. — Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Gattung Pachypodium Lindl. (Apocynaceae, Echitoideae). I. Die basalen Blattefigurationen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 15 : 145-201.

WENT, F. W., 1971. — Parallel evolution. *Taxon* 20 (2-3) : 197-226.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 199-212.

Revision of the tropical African genus *Zygotritonia* (*Iridaceae*)

P. GOLDBLATT

Summary : Four species are included in the tropical African genus *Zygotritonia* Mildbr. Of the 7 species previously described, four are placed in synonymy and 1 new species, *Z. hysterantha* is recognized. *Zygotritonia bongensis*, including *Z. crocea*, occurs across West Africa from Senegal to Sudan, *Z. praecox*, extend from Senegal to the Central African Republic, *Z. hysterantha* is endemic to the Central African Republic, and *Z. nyassana* is restricted to western Tanzania, Malawi, Zambia and southern Zaïre. All species have similar, strongly zygomorphic flowers with a large, arched and hooded upper tepal, relatively small floral bracts with the inner usually larger than the outer, and plicate, folded or ridged leaves. This combination of characters combined with the undivided style with a terminal unexpanded stigma, unique in *Ixioideae*, defines the genus. The relationships of *Zygotritonia* within subfamily *Ixioideae* are obscure and it seems unlikely that it is allied to *Tritonia* and *Crocosmia*, genera centred in southern Africa but extending into tropical Africa, as has been suggested in the past. A chromosome number, $2n = 14$ is recorded in *Z. nyassana*, this being the first count for the genus.

Résumé : *Zygotritonia* Mildbr., genre d'Afrique tropicale, renferme quatre espèces. Parmi les 7 espèces décrites précédemment, quatre sont mises en synonymie. Une nouvelle espèce, *Z. hysterantha*, est reconnue. *Zygotritonia bongensis*, y compris *Z. crocea*, se rencontre en Afrique de l'ouest du Sénégal au Soudan, *Z. praecox* du Sénégal à la République Centrafricaine, *Z. hysterantha* est endémique de la République Centrafricaine, et *Z. nyassana* est limité à la Tanzanie occidentale, le Malawi, la Zambie et le Zaïre méridional. Les fleurs de toutes les espèces sont semblables, très zygomorphes, avec un tépale supérieur de grande taille, arqué et en forme de capuchon, des bractées florales relativement petites, les internes fréquemment plus grandes que les externes, et des feuilles plissées, pliées ou striées. Cette combinaison de caractères, associée à un style entier terminé par un stigmate non élargi, unique chez les *Ixioideae*, définit le genre. Les rapports de *Zygotritonia* au sein de la sous-famille des *Ixioideae* sont obscurs et il semble peu probable que ce genre soit allié à *Tritonia* et *Crocosmia*, genres concentrés en Afrique méridionale mais s'étendant jusqu'en Afrique tropicale, comme cela a été autrefois suggéré. Le nombre chromosomique $2n = 14$ est rapporté pour *Z. nyassana*, ce qui constitue le premier recensement pour ce genre.

Peter Goldblatt, B. A. Krukoff Curator of African Botany, Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166, USA ; and Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Zygotritonia is a small genus of *Iridaceae* subfamily *Ixioideae* restricted to tropical Africa and extanding from Malawi and southern Tanzania in the southeast to Senegal in the northwest. Described by J. MILDBRAED in 1923 and endorsed by STAPF (1927), some 7 species and one variety have been assigned to the genus. The first species was initially referred to *Tritonia* by PAX in 1893 and was so treated by BAKER in Flora of Tropical Africa (BAKER, 1898). Four species are recognized in this treatment, *Z. bongensis, Z. nyassana, Z. praecox* and

the new *Z. hysterantha*. Diagnostic features of *Zygotritonia* are the strongly zygomorphic flower with a much enlarged upper tepal and linear, twisted lateral and lower tepals; short floral bracts, the inner about as long or often larger than the outer; plicate, folded or ridged leaves; and remarkable for *Ixioideae*, an undivided style with a terminal stigma.

Perianth colour, although somewhat variable, appears similar in all species. The perianth has a pale whitish to cream background, with the distal parts of the upper or all the tepals lightly to heavily suffused with reddish purple to brown. Recorded flower colours for *Z. nyassana* range from white shaded with pink or mauve, to white and red, or in one collection, white with the upper tepal tinged with green. A similar range of variation appears to prevail in the other species.

MORPHOLOGY AND RELATIONSHIPS

The major features of *Zygotritonia*, a basally rooting corm, spicate inflorescence and medianly zygomorphic flower with a perianth tube leave no doubt that it belongs in the Old World and predominantly African *Ixioideae* (cf. GOLDBLATT, in press). However, the immediate relationships of *Zygotritonia* are uncertain. It may be most closely allied to the tropical and southern African genera *Crocosmia* (6 sp.) and *Tritonia* (ca. 30 sp.) with which it corresponds in general aspect, small floral bracts, and predominantly orange to reddish flowers. However, the leaves with generally more than one primary vein; inner flower bracts typically larger and longer than the outer; and the strongly zygomorphic flowers with a large, hooded upper tepal and much smaller lower tepals (Fig. 1, 3) recall the southern African *Tritoniopsis* and *Anapalina*. The latter have unusual seeds with a somewhat spongy and sculptured testa, and in this respect differ from *Zygotritonia* which has hard, globose-ellipsoid seeds with an obscurely reticulate testa, more or less comparable with many *Ixioideae* including species of *Crocosmia* and *Tritonia*.

Anatomically *Zygotritonia* does not correspond with either *Tritonia* and *Crocosmia* or with *Tritoniopsis* and *Anapalina*. In both these two groups the genera have a leaf anatomy which combines strongly thickened marginal epidermal cells and the absence of submarginal sclerenchyma (DE VOS, 1982*a*; GOLDBLATT, unpublished data) whereas the *Zygotritonia* leaf has unmodified marginal epiderma cells and extensive submarginal sclerenchyma. Other anatomical differences such as the lack of pairing of the laminar bundles and the peculiar pseudomidrib that consists of one large and one small bundle on each surface (DE VOS, 1982*a*) are also discordant with the *Tritonia* and *Tritoniopsis* groups. However, this difference may be directly related to the plicate or ridged nature of the *Zygotritonia* leaf and thus have little bearing on generic relationships.

The chromosome number, $2n = 14$ and karyotype of two large and 12 much smaller pairs, reported here for one species, are remarkably similar to some species of *Lapeirousia* (GOLDBLATT, 1972), a genus to which it is almost certainly only distantly related. The karyotype differs from other *Ixioideae* most of which have smaller chromosomes and lack such pronounced karyotypic bimodality. *Tritoniopsis* and *Anapalina* have $n = 17, 16, 15$ (GOLDBLATT, 1971, 1981) and *Crocosmia* and *Tritonia* have $x = 11$ ($n = 11, 10$) (GOLDBLATT, 1971; DE VOS, 1982*b*, 1984).

The disparity in chromosome number, karyotype and leaf anatomy suggest, as DE VOS (1982*a*) has already concluded, that *Zygotritonia* can no longer be reasonably allied with *Crocosmia* and *Tritonia*. The relationships of *Zygotritonia* remain to be determined.

GEOGRAPHY AND PHYLOGENY

Zygotritonia nyassana and *Z. bongensis* have mutually exclusive ranges across tropical Africa (Fig. 2). They are fairly similar morphologically and appear to occupy the same niche, open, often more or less rocky sites or shallow soils in savanna woodland. Although so similar in overall appearance and in the size and shape of their flowers they can usually be distinguished by subtle differences. *Z. nyassana* has slightly smaller flowers and bracts, the latter provided with inconspicuous pale papillae, lacking in *Z. bogensis* which sometimes has very broad leaves, (12-)15-40 mm wide. The bracts of *Z. nyassana* are light green and the capsules are also a pale colour whereas *Z. bongensis* usually has thicker, brown bracts and brown capsules.

Zygotritonia praecox has vegetative features that are strikingly different. It has a narrow, partly to almost entirely sheathing basal leaf (Fig. 3, *2*), and produces assimilatory leaves from separate shoots on the same corm later in the season. It seems to be specialized for a more xeric habitat and occurs in interior West Africa apparently in dry grassland, extending from Senegal to the Central African Republic.

Little can be said about *Zygotritonia hysterantha (*Fig. 3, *1*) with confidence. It is known from only two collections, from rocky sandstone sites, within the range of *Z. bongensis*. It is leafless at flowering time and the flowering stem bears 2-3 large sheathing bracts. Presumably the species is adapted for flowering early in the wet season, thus rapid production of flowers precedes leaf elaboration. The latter presumably occurs later, when adequate moisture is ensured for growth and the maturation of seeds and renewal of the corm. Judging by its large size, it appears to have been directly derived from *Z. bongensis*, but there is a possibility that it is more closely allied to *Z. praecox* which has a similar ecology and hysteranthous leaf production.

Floral differentiation is minimal in *Zygotritonia*, the only minor exception being *Z. praecox* which has smaller flowers than the other species. It seems reasonable to assume that the flowers are adapted for pollination by the same or a similar set of pollinators. Speciation in the genus appears to be geographic in the case of *Z. bongensis* and *Z. nyassana*, whereas ecological adaptation appears to be involved in the differentiation of *Z. praecox* in West Africa and *Z. hysterantha* in Central African Republic into seasonally drier habitats. Both are likely to have evolved from an ancestor close to if not identical with *Z. bongensis* or its immediate ancestor.

SYSTEMATICS

ZYGOTRITONIA

Bot. Jahrb. Syst. 58 : 230 (1923); STAPF, Hooker's Icon. Pl., ser. 5, 2 : *tab. 3120* (1927); HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. W. Tropical Africa, ed. 1, 2 : 379 (1936); HEPPER, Fl. W. Tropical Africa, ed. 2, 3 (1) : 144 (1968).

— *Tritonia* KER in part : PAX, Bot. Jahrb. Syst. 15 : 152 (1892); BAKER, Handbk Irid. : 196 (1982); Fl. Tropical Africa 7 : 357 (1898).

Herbaceous seasonal perennials with a cormous rootstock. *Corms* globose, tunics coriaceous to membranous, or fibrous and reticulate. *Cataphylls* 2-3, sheathing the base of the plant, membranous to firm, acute to truncate. *Leaves* synanthous or hysteranthous and produced after flowering on separate shoots; 1-few, more or less plicate or folded, usually with at least two major veins and no single midrib evident, basal leaves largest (when synanthous), those inserted above the ground smaller and becoming partly to entirely sheathing. *Stem* terete, often with several branches. *Inflorescence* a spike with several to many flowers per axis; *bracts* 2, firm-membranous to coriaceous, comparatively short, herbaceous and dry only apically or becoming dry and rust-coloured entirely, the outer (abaxial) acute, somewhat smaller and often shorter than, or about as long as, the inner, the inner bilobed. *Flowers* medianly zygomorphic, the uppermost tepal much exceeding the others and arched over the unilateral stamens and style; perianth united in a short tube; *tepals* unequal, linear-spathulate, channeled, obtuse, the uppermost held apart from the others and arched over the stamens, the others spreading outwards. *Filaments* filiform, inserted in the middle of the tube, arched under the upper tepal, curving downwards near the apex; *anthers* unilateral, dehiscing longitudinally. *Ovary* globose, 3-locular; *style* filiform, arching behing the stamens, reaching to about the middle of the anthers, undivided, curving downwards when receptive, stigmatic apically. *Capsule* more or less globose-trigonous (but often only 2 or 1 locules developed); *seeds* rounded to ellipsoid, glossy, with an obscurely reticulate surface, 1(-2) per locule. *Basic chromosome number* $x = 7$ (? based on one count).

Species 4; extending from Senegal in the west, across central Africa to southern Sudan in the east and to western Tanzania, northern Malawi and northwestern Zambia in the south.

Key to the species

1. Plants with flowering stems bearing foliage leaves, the blades much exceeding the sheaths and at least 5 mm wide.
   2. Uppermost cataphyll more or less truncate, the margins revolute; bracts pale and usually minutely papillate; plants of south-central Africa (Katanga, Zambia, Tanzania, Malawi). *Z. nyassana*
   2'. Uppermost cataphyll acute, the margins not revolute; bracts smooth or slightly rugose, not regularly papillate; plants of west and north-central Africa .... *Z. bongensis*

1'. Plants with flowering stems bearing only sheathing leaves or the basal leaf with a blade shorter than the sheath and < 4 mm wide.
   3. Plants rarely exceeding 25 cm; flowering stem bearing one basal leaf, this sheathing the stem for most of its length, with a free blade shorter than the sheath and 1.5-3 mm wide. *Z. praecox*
   3'. Plants rarely less than 25 cm and up to 50 cm high; flowering stem bearing 2-3 imbricate sheathing bract-leaves without a free blade .... *Z. hysterantha*

1. **Zygotritonia nyassana** Mildbr.

Bot. Jahrb. syst. 58 : 231 (1923). Type : Tanzania, Mbeya Region, Rukwa, Nyassahochland, Station Kyimbila (in the protologue as "Landschaft Urambia (Bulambya), am Stevenson Road, etwa. 100 km westlich vom N.-Einde des Nyassa-Sees, 1000-1200 m"), *Stolz 1944* (holo-, B; iso-, B, BM, G, K, L, MO, P, S, Z).

— *Zygotritonia gracillima* Mildbr., Bot. Jahrb. Syst. 58 : 232 (1923); de Wildeman, Contrib. Fl. Katanga Suppl. 1 : 6 (1927). Type : Zaire, Katanga, Mafumbi, *Kassner 2502a* (holo-, B; iso-, BM, BR, E, K, P), *syn. nov.*

— *Zygotritonia giorgii* DE WILDEMAN, Contrib. Fl. Katanga, Suppl. 1 : 5 (1927). TYPES : Zaire, Katanga, Kafubu, *De Georgi 353* (syn-, BR); Katanga, env. d'Elisabethville, *De Georgi s.n.* (syn-, not seen), *syn. nov.*
— *Zygotritonia homblei* DE WILDEMAN, Contrib. Fl. Katanga, Suppl. 1 : 7 (1927). TYPES : Zaire, Katanga, Mafumbi, *Homblé 122* (lecto-, BR, chosen here); Katanga, Welgelegen, *Corbusier sub Homblé 617* (syn-, BR), *syn. nov.*
— *Lapeirousia anisochila* VAUPEL, *mss. in herb.* (*Stolz 1944*).

Plants 20-45 cm high. *Corm* 15-20 mm in diam., tunics of moderately coarse reticulate to thick clawed fibres. *Cataphylls* 2, membranous, the upper somewhat enlarged apically, more or less truncate and the margins revolute. *Leaves* synanthous, lanceolate, sometimes narrowly so, 6-10(-12) mm wide, plicate to weakly folded, 3-4, the lower 1 or 2 basal or nearly so, the lowermost largest, reaching at least to the base of the spike, sometimes barely exceeding it, the upper leaves cauline and reduced in size, a single main vein or sometimes 2-3 primary veins produced. *Stem* with 3 or more branches. *Spike* with 20 or more flowers on the main axis, fewer on the branches; *bracts* herbaceous with light brown dots, dry only near the apex, often densely papillate, the outer about 2 mm long, the inner nearly 3 mm. *Flowers* purple and cream; *perianth tube* 3-4 mm long, widening gradually from base to apex; *tepals* more or less linear-spathulate, the upper 10-12 mm long, slightly wider in the upper third and then about 2 mm wide, the other tepals 5-6 mm long, recurving and twisted loosely. *Filaments* ca. 10 mm long; *anthers* ca. 2 mm long. Ovary ca. 2 mm long, style reaching to about the middle of the anthers. *Capsule* globose-trigonous (when all 3 locules developed) or 2-lobed or globose, with only 1 locule developed, 3-4 mm wide, smooth or lightly and sparsely warty, greenish to pale straw with brown pellucid dots; *seeds* usually 1 per locule, ellipsoid, 1.8-2 mm long, surface obscurely reticulate, dark red-brown. *Chromosome number* 2n = 14 (*Pawek 1946*).

FLOWERING TIME : Mid December to early March.

DISTRIBUTION : Restricted to south-central tropical Africa, *Zygotritonia nyassana* occurs in southwestern Tanzania, northern Malawi, northern Zambia, and southern Zaire (Shaba) (Fig. 2). The type locality cited in the protologue, northern Nyassaland, (Ulambya) 100 km west of the northern end of Lake Malawi, along the Songwe stream, would place the source in Zambia or northwestern Malawi. However, Bulambya (Ulambya) is in the Rungwe district of Tanzania (POLHILL, 1988) through which the Songwe R. passes, later to flow into Lake Malawi where it forms the border between Malawi and Tanzania. This is east of the northern end of Lake Malawi and corresponds with the locality data on the type material, "Nyassahochland, Station Kyimbila", to which is sometimes added Bulambya.

Most closely allied to the West African *Zygotritonia bongensis*, *Z. nyassana* can generally be recognized by its well-branched inflorescence, slightly smaller flowers and short bracts 2-3 mm long, the outer of which is consistently smaller than the inner. The bract surface usually has a distinctly papillate surface, a feature unusual in *Iridaceae* and unique in the genus. A useful feature in distinguishing *Z. nyassana* is its truncate inner cataphyll.

Zygotritonia gracillima Mildbr., described at the same time as *Z. nyassana*, is reduced to synonymy here. I can see no differences of any significance between the two, although the types were collected a considerable distance from one another, *Z. gracillima* in Zaire and

Z. nyassana in southwestern Tanzania. The Katangan species *Z. giorgii* and *Z. homblei* described by DE WILDEMAN in 1927, are conspecific with *Z. nyassana* and were distinguished from one another and from *Z. nyassana*, although not explicitly from the latter, on quite trivial grounds.

SPECIMENS EXAMINED. — MALAWI : NORTHERN PROVINCE : Rumphi district, ca. 14 km north Rumphi, dambo, 26.2.1978 (fr.), *Pawek 13922* (K, MAL, MO); Chitipa district, Kaseye Mission, 10 miles east of Chitipa, 5.4.1969 (fr.), *Pawek 1946* (K, MAL); *ibid.*, 18.4.1976 (fr.), *Pawek 11085* (BR, K, MAL, MO, WAG); *ibid.*, 23.3.1977 (cult. Mzuzu), *Pawek 12507* (MO). — TANZANIA : MBEYA : Rungwe, Nyassahochland, Station Kyimbila (or Bulambya), 1400 m, 15.3.1913, "*Lapeirousia anisochila* Vpl.", *Stolz 1944* (B, BM, G, K, L, MO, P, S, Z); Upigu, Ulambya, 4000 ft, 1.1970, *Leedal 666* (K). RUKWA : Ufipa, Kalambo Falls, 4500 ft, 26.2.1957, *Vezey-Fitzgerald sub Bullock 3730* (K, MO, P); Ufipa, Kawa River gorge, 15.2.1959, *Richards 10884* (B, BR, K). TABORA : Kakoma, south of Tabora, miombo, 3800 ft, 22.2.1936, *Lloyd 70* (K). — ZAIRE : SHABA : Parcelles expérimentales de la Luiswishi, ville Lubumbashi, 1200 m, 16.1.1986, *Bamps & Malaisse 8059* (BR); Kiubo, zone Mitwaba, 850 m, 4.2.1986, *Bamps & Malaisse 8629* (BR); colline de Kiswishi près de Lubumbashi, 24.2.1987, *Billiet & Jadin 4214* (BR); Forêt claire, Kasapa, 10.10.1969, *Bulaimu 41* (BR, K); village Kamina (Kasenga), sur butte rocheuse, 2.1.1972, *Bulaimu 305* (BR); Elisabethville, 22.1.1926, *Hirschberg 232* (K); Katanga, Lupaka R., 6.2.1908, *Kassner 2461* (K); Mafumbi, 8.2.1098, *Kassner 2502a* (B, BM, BR, E, K, P); Lubumbashi, campus de l'Université, 3.1.1971, *Léonard 5239* (BR); près de Mutunga, 2.2.1971, *Lukuesa 889* (BR, K); Forêt de la Kasapa, 11 km au NW de Lubumbashi, 29.12.1970, *Malaisse 6785* (BR, K, P); miombo de la Liuswishi, 28 km NE de Lubumbashi, 1208 m, 12.1.1972, *Malaisse 7172* (BR); Parc National des Kundulungu, chutes de la Lutshipuka, forêt claire, 9.2.1982, *Malaise & Robbrecht 1919* (BR); Elisabethville, près des bâtiments de l'Université, 6.2.1962, *Poelman 122* (BR, K); Haut Katanga, vallée de Lubumbashi, 2.1935, *Quarré 4459* (BR, K, P); Elisabethville, savane, sol rouge pierreux, *Quarré 6972* (BR); Boitsfort, route de la Lubumbashi, 11.3.1926, *Robyns 1639* (BR); Elisabethville, ancien golfe, 28.4.1937, *Salésiens 1074* (BR); Dembo 10 km S d'Elisabethville, 2.2.1954, *Schmitz 4584* (BR); Kipopo, 22 km NO d'Elisabethville, 11.1.1961, *Schmitz 7005* (BR); *ibid.*, 22.1.1963, *Schmitz 8173* (BR, P). — ZAMBIA : COPPERBELT : Kitwe, miombo, 20.1.1969, *Fanshawe 10505* (NDO); Kitwe, plateau woodland, 10.2.1954, *Fanshawe 800* (K); *ibid.*, 26.2.1956 (fr.), *Fanshawe 2798* (BR, K, NDO); Nchanga, 1.1942, *Ferrar 4807* (K). NORTHERN PROV. : Entre Musosa et Kaputa, 1.1940, *Bredo 3692* (BR); Isoka district, 18 km from Tunduma to Mbala, shallow sand over rock by river, 10.1.1975, *Brummitt & Polhill 13691* (BR, K, NDO, WAG); Kalambo Falls, 24.3.1955, *Exell et al. 1277* (BM); Mpika-Kasama road, 16 km towards Mpika from Chambeshi R., 25.1.1974, *Faden & Faden 74/117* (MO); Mpika, plateau woodland, 31.1.1955, *Fanshawe 1905* (K, NDO); Mbala district, top of escarpment above Chilongwelo, 5000 ft, 5.3.1952, *Richards 1036* (BR, K); Mbulu Island, Lake Tanganyika, 17.2.1955, *Richards 4523* (BR, K); near Nakatali, 25.1.1957, *Richards 8024* (BR, K); top of Kambole escarpment, 1650 m, 1.2.1959, *Richards 10830* (K); Kambole, 1500 m, 28.1.1964, *Richards 18854* (K); Kalambo Falls, 900 m, 15.2.1964, *Richards 19027* (BR, K); 10 km east of Kasama, 4.2.1961, *Robinson 4349* (K); Mpulusugu, edge of Lake Tanganyika, 1.3.1969, *Sanane 462* (P); Sansia Falls, Kalambe R., woodland, 5000 ft, 31.1.1971, *Sanane 1515* (B, BR, K, P). NORTHWESTERN PROV. : Kalengwa copper mine, 208 km west of Kitwe, 22.1.1975, *Gassner & Williamson 2361* (K).

2. **Zygotritonia bongensis** (Pax) Mildbr. — Fig. 1.

Bot. Jahrb. Syst. 58 : 230 (1923).

— *Tritonia bongensis* PAX, Bot. Jahrb. Syst. 15 : 153 (1892); BAKER, Handbk Irid. : 196 (1892); Fl. Tropical Africa 7 : 357 (1898). TYPE : Sudan, Equatoria, Ghasalquellengebied, am Lehssi, in der Nähe von Uringamas Dorf [on the type collection Bongo], *Schweinfurth 4025*, June 1870 (holo-, B; iso-, E, K, P, Z).

— *Zygotritonia bongensis* var. *robusta* MILDBR., Bot. Jahrb. Syst. 58 : 230 (1923). TYPE : Central African Republic, Baja Plateau, bei Batara zwischen Bosum und Buar, *Tessmann 2659* (holo-, B, photo seen; iso-, K).

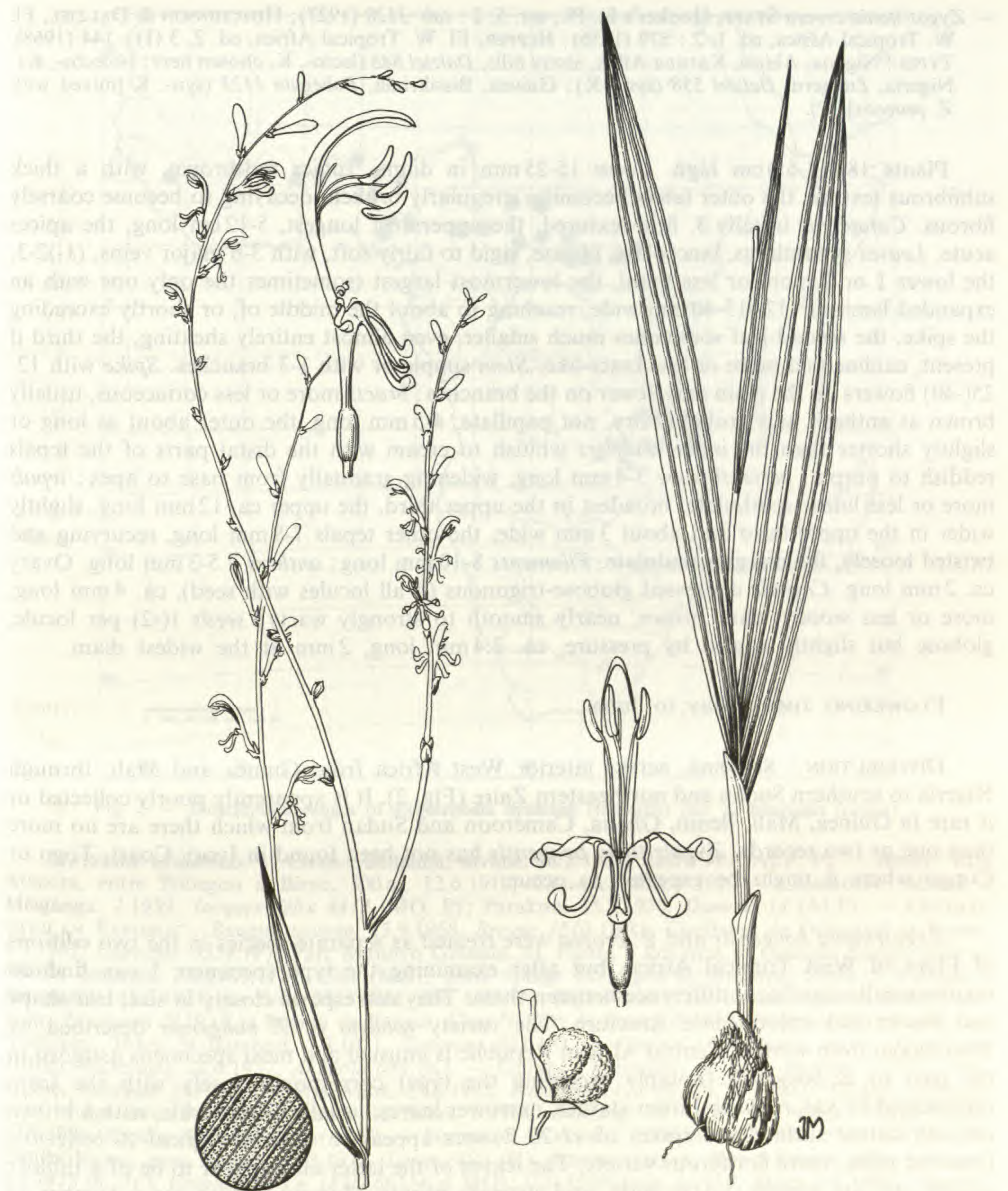


Fig. 1. — Habit and details of flower, fruit and leaf surface of **Zygotritonia bongensis**. Habit life size, flower, fruit and leaf surface variously enlarged.

— *Zygotritonia crocea* STAPF, Hooker's Ic. Pl., ser. 5, 2 : *tab. 3120* (1927); HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. W. Tropical Africa, ed. 1, 2 : 379 (1936); HEPPER, Fl. W. Tropical Africa, ed. 2, 3 (1) : 144 (1968). TYPES : Nigeria, Abinsi, Katsina Allah, stony hills, *Dalziel 848* (lecto-, K, chosen here; isolecto-, K); Nigeria, Zungeru, *Dalziel 558* (syn-, K); Guinea, Bissikrima, *Pobéguin 1123* (syn-, K [mixed with *Z. praecox*], P).

Plants 18-40(-65) cm high. *Corm* 15-25 mm in diam., tunics red-brown, with a thick subfibrous texture, the outer laters becoming irregularly broken, decaying to become coarsely fibrous. *Cataphylls* usually 3, firm-textured, the uppermost longest, 5-12 cm long, the apices acute. *Leaves* synanthous, lanceolate, plicate, rigid to fairly soft, with 3-6 major veins, (1-)2-3, the lower 1 or 2 more or less basal, the lowermost largest (sometimes the only one with an expanded lamina), (12-)15-40 mm wide, reaching to about the middle of, or shortly exceeding the spike, the second leaf sometimes much smaller, even almost entirely sheating, the third if present, cauline and more or less bract-like. *Stem* simple or with 1-3 branches. *Spike* with 12-25(-40) flowers on the main axis, fewer on the branches; *bracts* more or less coriaceous, usually brown at anthesis and probably dry, not papillate, 4-5 mm long, the outer about as long or slightly shorter than the inner. *Flowers* whitish to cream with the distal parts of the tepals reddish to purple; *perianth tube* 3-4 mm long, widening gradually from base to apex; *tepals* more or less linear-spathulate, broadest in the upper third, the upper ca. 12 mm long, slightly wider in the upper third and about 3 mm wide, the other tepals 7-8 mm long, recurving and twisted loosely, the margins undulate. *Filaments* 8-10 mm long; *anthers* 2.5-3 mm long. Ovary ca. 2 mm long. *Capsule* depressed globose-trigonous (if all locules with seed), ca. 4 mm long, more or less woody, dark brown, nearly smooth to strongly warty; *seeds* 1(-2) per locule, globose but slightly angled by pressure, ca. 2.4 mm long, 2 mm at the widest diam.

FLOWERING TIME : May to June.

DISTRIBUTION : Savanna, across interior West Africa from Guinea and Mali, through Nigeria to southern Sudan and northeastern Zaire (Fig. 2). It is apparently poorly collected or is rare in Guinea, Mali, Benin, Ghana, Cameroon and Sudan from which there are no more than one or two records. *Zygotritonia bongensis* has not been found in Ivory Coast, Togo or Congo where it might be expected to occur.

Zygotritonia bongensis and *Z. crocea* were treated as separate species in the two editions of Flora of West Tropical Africa, but after examining the type specimen, I can find no taxonomically significant difference between them. They correspond closely in size, leaf shape and flower and inflorescence structure. The variety *robusta* of *Z. bongensis* described by MILDBRAED from western Central African Republic is unusual and most specimens assigned in the past to *Z. bongensis* (notably excepting the type) correspond closely with the form represented by var. *robusta*. Lower stature, narrower leaves, usually 1-2 cm wide, with a brown pellucid dotted surface and spikes of 12-25 flowers appear to separate typical *Z. bongensis* from the taller, more floriferous variety. The leaves of the latter also appear to be of a thinner texture and are usually 3-4 cm wide, and strongly plicate. However, there are a number of intermediates that cannot be assigned with confidence to either and the utility of preserving the variety as a formal taxon remains to be demonstrated when more material is collected.



Fig. 2. — Distribution ranges of **Zygotritonia nyassana** (triangles) and **Z. bongensis** (circles).

MATERIAL EXAMINED. — CHAD : Bedjama, savane, 28.8.1964, *Audru 991* (ALF, P). — BENIN : Mts Atacora, entre Pobegon à Birné, 500 m, 12.6.1910, *Chevalier 23964* (P). — CAMEROON : Mbéré à Meiganga, 7.1939, *Jacques-Félix 4413* (MO, P); Parakou, 25.7.1970, *Dumont 14* (ALF). — CENTRAL AFRICAN REPUBLIC : Bangui, savane, 25.9.1968, *Breyne 1510* (BR); Confluent de Oubangui et Kemó, 4.9.1902, *Chevalier 5359* (P); Parc Manovo Gounda, St. Floris, 8 km west of Gounda Bridge, base of laterite outcrop, 7.8.1983, *Fay 5544* (MO); entre village Lolongou et Sougaya, 65 km S Yalinga à Bangassou, 31.5.1921, *Le Testu 2801* (BM, BR, MO, P); Baja Plateau, bei Batara zwischen Bosum und Buar, *Tessmann 2659* (K); Région de Bangui, 5 km N Fort de Possel, 6.1912, *Tisserant 24* (P); près riv. Ambonge, 35 km N Bambari, 3.8.1921, *Tisserant 803* (P). — GHANA : NORTHERN PROV. : Gambago district, Nalerugu, 22.6.1937, *Akpabla 689* (K). — GUINEA : Kourassa, no date, *Brossert 75* (P); *ibid.*, 8.1900, *Pobéguin 391* (K, P); Bissikrima, 23.6.1902, *Pobéguin 1123* (K, P). — MALI : Sikasso, savanna near bridge over R. Farako, route de Bobo, 5.1964, *Demange 2214* (P). — NIGER : Gaya-Tarda, 17.9.1980, *Saadou & Garba 1591* (ALF). — NIGERIA : ANAMBRA : Nsukka, 25.7.1964, *Tuley 801* (K, P); Enugu Ngwo, near Enugu, 31.3.1972, *Lowe 2492* (K); Enugu district, Ngwo Forest, open savanna, 4.6.1973 (fl., fr.), *Emwiogbon s.n.* (*FHI 66554* at MO); Udi Highlands, 4.1910, *Kitson s.n.* (BM). BENUE : Abinsi, Katsina Allah, stony hills, *Dalziel 848* (K); Zungeru, *Dalziel 558* (K); Abinsi, no date, *Dalziel 846* (E). KADUNA : Birnin Gwari, Mando, between Karu and R. Kuka, 7.6.1950, *Keay s.n.* (*FHI 25854*, B, K, P); Ancho, shallow soil on granite, 5.1936, *Hepburn 142* (BR, K, P). NIGER : Zungeru, no date, *Dalziel*

558 (K). SOKOTO : without precise locality, no date, *Dalziel s.n.* (E); Argungu district, Argungu, government residence area, 31.7.1969, *Latilo s.n.* (*FHI 62752* in K). — SUDAN : EQUATORIA : (Bongo), Ghasalquellengebied, am Lehssi, in der Nache von Uringamas Dorf, 6.1870, *Schweinfurth 4025* (B, E, K, P, Z). — ZAIRE : HAUT-ZAIRE : Tukpwo, 20.6.1942, *du Bois 147* (BR); *ibid.*, 13.8.1954, *Gérard 1759* (BR, K, P); Uélé-Nipoko, entre Doruma et Niangora, 6.1931, *Lebrun 3170* (BR, K, P); Bas-Uélé, à 5 km de Baye sur route de Sambili, savane, 2.7.1978, *Lejoly 3965* (BR).

3. **Zygotritonia hysterantha** Goldbl., *sp. nov.* — Fig. 3, *1*.

Plantae 50-65 cm altae, caule sine foliis productis, foliis vaginatibus ferente, 2-4 ramoso, floribus roseis, tubo perianthii ca. 3 mm longo, tepalo superiore 10-12 mm longo, filamentis ca. 9 mm longis, antheris ca. 3 mm longis.

TYPE : *Le Testu 2716*, Central African Republic, Haut Oubangui, entre Yalinga (23 km) et Bria (holo-, P; iso-, BM, BR, K, MO, P).

Plants 50-65 cm high. *Corms* 25-30 cm in diam., tunics of moderately coarse to fine fibres. *Cataphylls* apparently 2, the upper longest, acute, firm-textured. *Leaves* probably produced later on separate shoots, the flowering stem bearing 2-3 sheathing bract-leaves not much different from the upper cataphyll; sheathing leaves 10-16 mm long, imbricate, covering the stem to the base of the spike. *Stem* 2-4 branched. *Spike* 15-25 flowered, the branches with fewer; *bracts* herbaceous below, dry and membranous in the upper half, the outer 3.5-4 mm long, the inner ca. 5 mm long. *Flowers* rose; *perianth tube* almost 3 mm long, expanding slightly upwards; *tepals* more or less linear-spathulate, broadest in the upper third, the upper 10-12 mm long, slightly wider in the upper third, ca. 2 mm wide, the other tepals 7-8 mm long, recurving and twisted loosely, the margins undulate. *Filaments* ca. 9 mm long; *anthers* ca. 3 mm long. Ovary ca. 2 mm long. *Capsule* globose-trigonous, ca. 4 mm wide, ca. 3 mm long, more or less smooth; *seeds* ovoid-ellipsoid, 2-2.5 mm long, dark red-brown.

FLOWERING TIME : Mid April and May.

DISTRIBUTION : Known only from two collections from Central African Republic (Fig. 3); occurring in wet rocky sites.

Zygotritonia hysterantha appears to be most closely related to *Z. bongensis* with which it shares a similar robust habit, large corm, and several-branched stem. It can immediately be distinguished from the latter and all other species of the genus by absence of foliage leaves on the flowering stem. Instead, the stem is sheathed by imbricate bract-leaves. It appears likely that foliage leaves are produced later in the season on separate shoots, as is the case with several other tropical African *Iridaceae*, notably species of *Gladiolus* such as *G. goetzii* Vaupel and *G. atropurpureus* Baker and *Moraea stricta* Baker and *M. thomsonii* Baker. In the structure and dimensions of the bracts and flowers, *Z. hysterantha* differs little from other members of the genus, although the bracts are among the largest, with the inner consistently exceeding the outer and ca. 5 mm long. The texture of the bracts, dry and membranous in the upper half, also appears to differ from those of *Z. bongensis* in which the bracts appear to usually be completely dry or nearly so at anthesis and to have a more coriaceous texture.



Fig. 3. — **Zygotritonia hysterantha** (1) and **Z. praecox** (2), habits life size; floral bracts (*Z. praecox*) much enlarged.

With only two collections of *Zygotritonia hysterantha* known, it is impossible to assess the species more thoroughly. The difference between it and *Z. bongensis* seems absolute, for there is no trend evident in the latter for any reduction in the developed foliage leaf or leaves on the flowering stem, even in plants collected in the same part of Central African Republic. Indeed, forms of *Z. bongensis* from the Central African Republic have the largest foliage leaves in the genus. It remains to be seen whether *Z. hysterantha* does indeed have true foliage leaves produced on separate shoots as predicted.

MATERIAL EXAMINED. — CENTRAL AFRICAN REPUBLIC : Parc Manovo Gounda, St. Floris, 2 km south of Koumbala on Vulture creek, 585 m, 7.7.1985 (fr.), *Fay 7256* (ALF, B, BR, K, MO, P, WAG); Haut Oubangui, entre Yalinga (23 km) et Bria, 6.5.1921, *Le Testu 2716* (BM, BR, K, MO, P).

4. **Zygotritonia praecox** Stapf. — Fig. 3, *2*.

Hooker's Ic. Pl., ser. 5, 2 : *sub tab. 3120* (1927); HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. W. Tropical Africa, ed. 1, 2 : 379 (1936); HEPPER, Fl. W. Tropical Africa, ed. 2, 3 (1) : 144 (1968). TYPE : Nigeria, Abinsi, alluvial soil among grasses, *Dalziel 847* (lecto-, K, chosen here; isolecto-, E, K [2]).

Plants 15-25(-30) cm high. *Corm* 14-20 mm in diam., tunics fibrous and reticulate, dark grey to red-brown. *Cataphylls* usually 2, membranous, sometimes dry above. *Leaves* hysteranthous, flowering stem bearing 2 small leaves, 1 basal and sheathing two-thirds of the stem, reaching to about the base of the spike, the upper leaf as long as or shorter than the lower and inserted in the upper third, the lower with a free lamina 3-8 cm long, linear to narrowly lanceolate, 1-2(-4) mm wide, the midrib, margins and 1 or more other veins prominently thickened; non-flowering shoots bearing a single linear to lanceolate leaf, folded or plane, 2-4 mm wide, 12-20 mm long, usually with heavily thickened margins and midrib (and sometimes secondary veins), loosely twisted throughout its length. *Stem* simple or with 1-2 branches. *Spike* with 8-16 flowers (rarely more) on the main axis, fewer on the branches; *bracts* apparently dry throughout, obscurely papillate to smooth, 2.5-3 mm long, the inner about as long as the outer. *Flowers* whitish, flushed pink on the tube and at the ends of the tepals, especially the upper; *perianth tube* 2.5-3 mm long, widening gradually from base to apex; *tepals* more or less linear, the upper 7-8 mm long, slightly wider in the upper third and then about 1.5 mm wide, the other tepals 3-4 mm long, recurving and twisted loosely. *Filaments* 4-5 mm long; *anthers* ca. 2 mm long. Ovary ca. 2 mm long. *Capsule* 3.5-4 mm wide, ca. 3 mm long, globose-trigonous, dark brown, coriaceous, lightly warty; *seeds* broadly ellipsoid, ca. 3 mm wide, ca. 2.5 mm long, red-brown, surface lightly reticulate.

FLOWERING TIME : Mid May to July.

DISTRIBUTION : Scattered across interior West Africa, and recorded only from Senegal, Guinea and Mali, in the west, to Nigeria and the Central African Republic (Fig. 4); so far not recorded in Ivory Coast, Ghana, Benin, Togo, or Cameroun but perhaps occuring there.

Unmistakable in its single, narrow basal leaf, usually sheathing the stem for most of its length and unusually small flowers, *Zygotritonia praecox* is undoubtedly specialized in the genus. It seems likely that it is derived from the other West African species, *Z. bongensis*

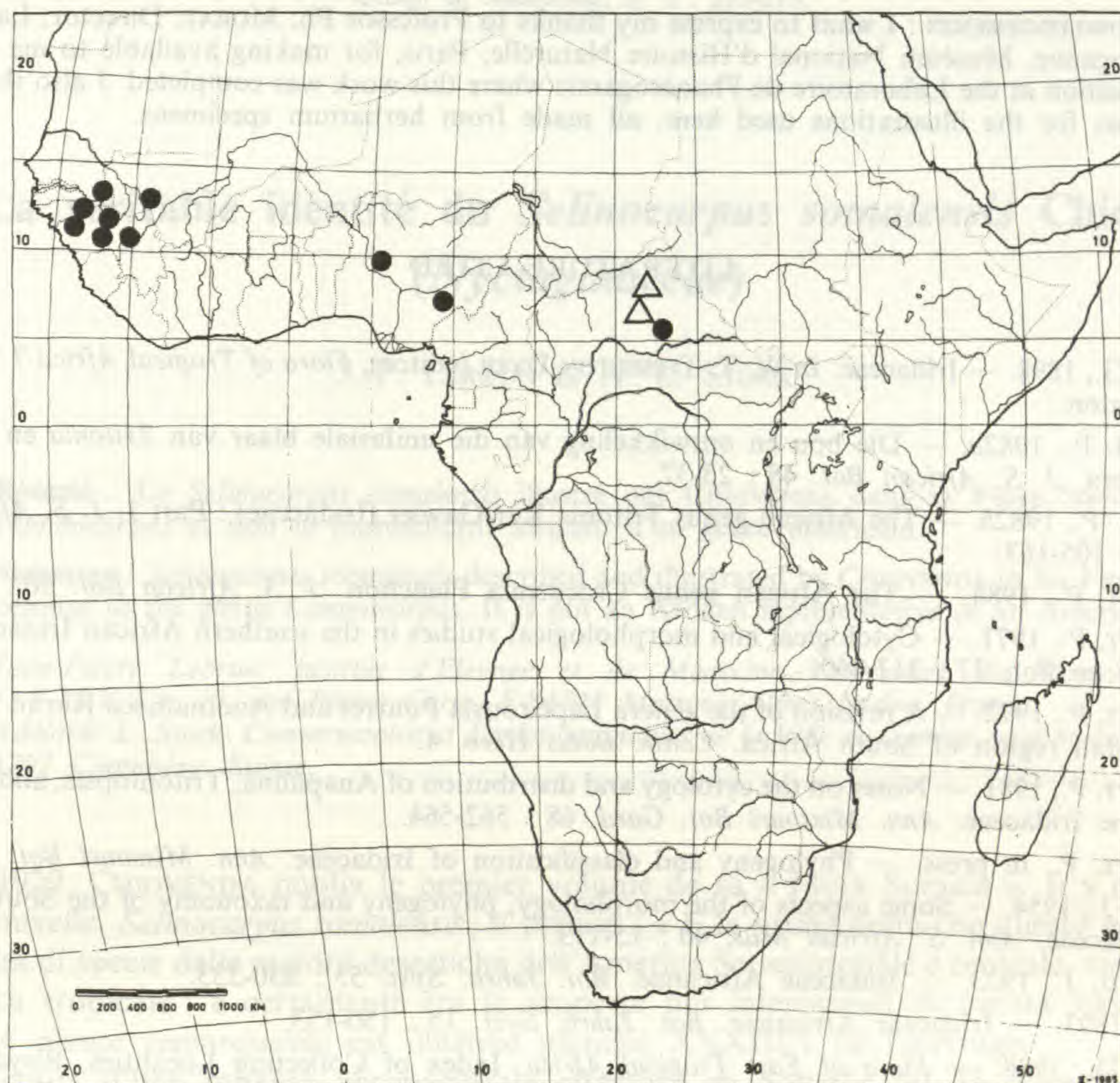


Fig. 4. — Distributions of **Zygotritonia hysterantha** (triangles) and **Z. praecox** (circles).

directly or from its immediate ancestor and that it is adapted to more xeric habitats than *Z. bongensis*. Although the leaves are not strictly hysteranthous as the flowering stem bears a slender partially sheathing basal leaf, plants produce expanded foliage leaves from separate shoots on the same corm either contemporaneously with the flowering shoot or more often later in the season, presumably when more moisture is available and growing conditions are more favourable. The foliage leaves vary from the typical more or less linear form to lanceolate (e.g., in *Dalziel 847*).

MATERIAL EXAMINED. — CENTRAL AFRICAN REPUBLIC : entre Yalinga et Bangassou, près du village Souganga, 40 km S Yalinga, 27.5.1921, *Le Testu 2779* (BM, P). — GUINEA : Goual, vers Sériba, 1.7.1958 (fr.), *Adam 14786* (MO); Goual, Sériba, 2.7.1958, *Adam 14813* (MO); Goual, vers Boké, 1.7.1758, *Adam 29479* (MO); Labé, Medina — Tossékré, 22.6.1958 (fr.), *Adam 14578* (MO, P); Kouroussa, terrains humides, 7.1900, *Pobéguin 367* (BR, K, P); Bissikrima, 23.6.1902, *Pobéguin 1123* (K, P); Dabola, 22.6.1902, *Pobéguin 1124* (BR, P); Labé, no date, *Pobéguin 2074* (P). — MALI : prairie du sommet montagne de Kita, no date, *Jaeger 8* (K). — NIGERIA : BENUE : Abinsi, alluvial soil among grasses, *Dalziel 847* (E, K). SOKOTO : Yelwa district, top of mountain above Gurun, 4.5.1969, *Daramola s.n.* (*FHI 62707* in K, WAG). — SÉNÉGAL : Kanéméré, zone engorgée près de la Gambie, 24.7.1965, *Fotius K278* (ALF, K, P).

ACKNOWLEDGEMENTS : I want to express my thanks to Professor Ph. MORAT, Director, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for making available to me a visiting scientist position at the Laboratoire de Phanérogamie where this work was completed. I also thank John C. MANNING for the illustrations used here, all made from herbarium specimens.

LITERATURE CITED

BAKER, J. G., 1898. — Iridaceae. *In* W. T. THISELTON-DYER (editor), *Flora of Tropical Africa* 7 : 337-376. London.

DE VOS, M. P., 1982*a*. — Die bou en ontwikkeling van die unifasiale blaar van *Tritonia* en verwante genera. *J. S. African Bot.* 48 : 23-37.

DE VOS, M. P., 1982*b*. — The African genus Tritonia Ker-Gawler (Iridaceae) : Part 1. *J. S. African Bot.* 48 : 105-163.

DE VOS, M. P., 1984. — The African genus Crocosmia Planchon. *J. S. African Bot.* 50 : 463-502.

GOLDBLATT, P., 1971. — Cytological and morphological studies in the southern African Iridaceae. *J. S. African Bot.* 37 : 317-460.

GOLDBLATT, P., 1972. — A revision of the genera Lapeirousia Pourret and Anomatheca Ker in the winter rainfall region of South Africa. *Contr. Bolus Herb.* 4.

GOLDBLATT, P., 1981. — Notes on the cytology and distribution of Anapalina, Tritoniopsis, and Sparaxis, Cape Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 562-564.

GOLDBLATT, P., in press. — Phylogeny and classification of Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76.

LEWIS, G. J., 1954. — Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African Iridaceae. *Ann. S. African Mus.* 40 : 15-113.

MILDBRAED, J., 1923. — Iridaceae Africanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 55 : 230-233.

PAX, F., 1893. — Iridaceae Africanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 15 : 150-153.

POLHILL, D., 1988. — *Flora of East Tropical Africa.* Index of Collecting Localities. Royal Botanic Gardens, Kew.

STAPF, O., 1927. — Zygotritonia crocea. *Hooker's Ic. Pl.*, ser. 5, 2 : *tab. 3120*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 213-215.

La véritable identité du *Selinocarpus somalensis* Chiov. (*Nyctaginaceae*)

J.-P. Lebrun & A. L. Stork

Résumé : Le *Selinocarpus somalensis* illustré par Chiovenda dans sa Flora Somala est un *Commicarpus* et non le représentant africain d'un genre américain.

Summary : *Selinocarpus somalensis* described and illustrated by Chiovenda in his Flora Somala belongs to the genus *Commicarpus*. It is not an African representative of an American genus.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (I.E.M.V.T.), 10, rue Pierre Curie, F-94704 Maisons Alfort Cedex, France.
Adélaïde L. Stork, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, case postale 60, CH-1292 Chambésy, Suisse.

En 1929, Chiovenda publia le premier volume de sa « Flora Somala ». Il y décrit une espèce nouvelle, *Selinocarpus somalensis* ; il précise : « E la prima volta che questo genere con una decina di specie delle regioni desertiche dell'America Settentrionale e centrale, vien trovato nell'Africa tropicale : è certamente tra le scoperte più interessanti di questa spedizione ».

Cette plante remarquable est illustrée planche XXXIII/1 de l'ouvrage.

Au cours d'une mission agropastorale effectuée en Somalie du 26 novembre au 20 décembre 1988, notre collègue et ami P. Peyre de Fabrègues récolta 230 numéros d'herbier. Parmi eux, nous eûmes la surprise de trouver un échantillon parfaitement identique à l'image de Chiovenda ; de plus il portait fleurs et fruits.

La triple confrontation échantillon, description, illustration révèle les faits suivants (Fig. 1) :

— le limbe foliaire n'a pas un « apice breviter bilobae » ; il présente un acumen et dans notre échantillon il est glabre et non « crispule hirtelli » ;

— l'inflorescence est une ombelle, ce qui exclut les « Flores ad axillas solitarii » de l'auteur ;

— la présence de 3 étamines et non 5 (mais le nombre d'étamines peut varier au sein d'une même espèce) ;

— le fruit, non directement évoqué dans la description, figure bien sur la planche de Chiovenda et apparaît typique d'un *Commicarpus* par sa forme et ses glandes.

L'absence de fruits ailés, caractéristiques des *Selinocarpus*, exclut ce genre. En réalité, le fruit de la plante somalienne présente 10 crêtes arrondies saillantes.

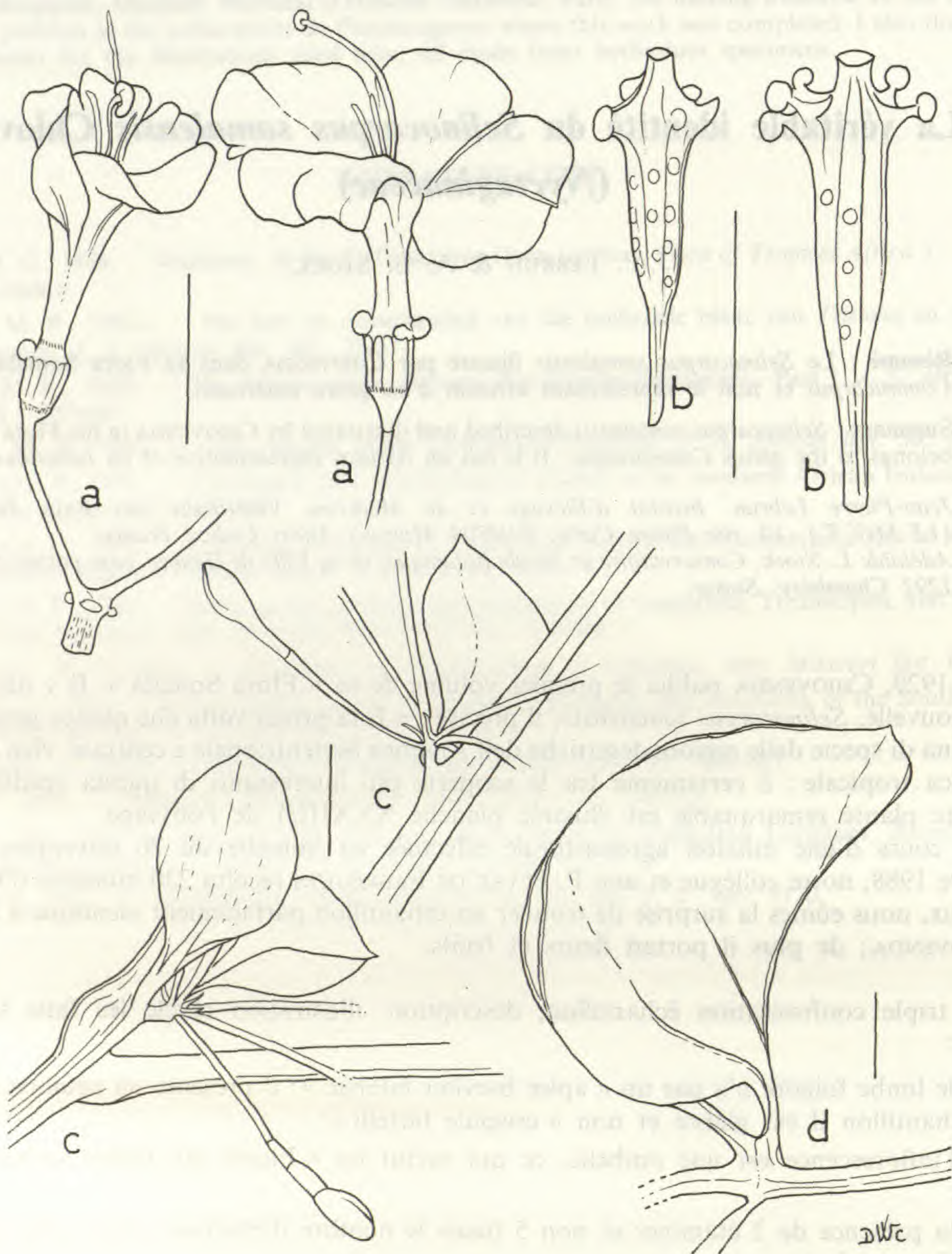


Fig. 1. — **Commicarpus somalensis** (Chiov.) Lebrun & Stork. Détails dessinés d'après l'échantillon *Peyre de Fabrègues 4723* : **a,** fleurs (à gauche, une étamine complète dessinée, à droite style avec stigmate visible) ; **b,** fruits, le nombre et la forme des glandes varient ; **c,** branches latérales avec inflorescence munie de bractées à la base ; **d,** feuille (elle se présente toujours pliée sur les plantes séchées). Les échelles présentes égalent 5 mm de longueur.

Bien que nous n'ayons pas vu le type de CHIOVENDA, qui reste à rechercher, nous nous croyons autorisés à transférer la plante de Somalie, du genre américain *Selinocarpus* au genre *Commicarpus*.

Commicarpus somalensis (Chiov.) Lebrun & Stork, *comb. nov.*

— *Selinocarpus somalensis* CHIOV., Fl. Somala 1 : 284-285 et pl. XXXIII, fig. 1 (1929).

ECHANTILLONS ÉTUDIÉS. — *Peyre de Fabrègues 4723*, 5.12.1988, Gardho (env. 9°32′ N × 49°06′ E), région du Bari, bords de route, pierrailles, feuilles légèrement crassulescentes, cassantes, vert bleuté, fleurs rouge carmin, touffes denses d'environ 50 cm de hauteur. — Photographie du type cité par CHIOVENDA : *Stefanini & Puccioni 814*, 15.6.1924, Costa dei Migiurtini, dintorni di Biaddo.

Le genre Commicarpus a fait l'objet d'une révision par MEIKLE (1978, 1983). Il est curieux de constater qu'il a bien étudié le *Boerhavia reniformis* Chiov. qui figure sur la planche XXXIII de CHIOVENDA, mais pas le *Selinocarpus* représenté à côté.

Si on suit la clef donnée par MEIKLE on arrive pour le « *Selinocarpus* », soit à *Commicarpus reniformis*, soit à *C. heimerlii*.

FOSBERG, en 1978 également, estime qu'il y a lieu d'unir les genres *Boerhavia* et *Commicarpus*. Nous suivons cependant MEIKLE en nous contentant de faire la combinaison dans le genre *Commicarpus*; laissant aux « déménageurs » (pour reprendre le mot du mycologue JOSSERAND) de binoms, la gloire de la faire aussi au sein des *Boerhavia*.

Pour notre illustration (Fig. 1) M^me^ Danielle WUST-CALAME nous a accordé son aide précieuse. Qu'elle en soit chaleureusement remerciée ici.

BIBLIOGRAPHIE

CHIOVENDA, E., 1929. — *Flora Somala* 1. Sindacato Italiana Arti Grafiche, Roma.

FOSBERG, F. R., 1978. — Studies in the genus Boerhavia L. (Nyctaginaceae) 1-5. *Smithsonian Contr. Bot.* 39 : 1-20.

JOSSERAND, M., 1958. — Une espèce nouvelle de Tricholomée : Tricholoma (Dermoloma) hygrophorus. *Bull. Soc. Mycol. France* 74 : 482-491.

MEIKLE, R. D., 1978. — A key to Commicarpus. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 36 : 235-249.

MEIKLE, R. D., 1983. — Additional notes on Commicarpus (Nyctaginaceae). *Kew Bull.* 38 : 481-484.

Bien que nous n'ayons pas vu le type de CHIOVENDA, qui reste à rechercher, nous nous croyons autorisés à transférer la plante de Somalie, du genre américain *Selinocarpus* au genre *Commicarpus*.

Commicarpus somalensis (Chiov.) Lebrun & Stork, *comb. nov.*

— *Selinocarpus somalensis* Chiov., Fl. Somala 1 : 284-285 et pl. XXXIII, fig. 1 (1929).

ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS. — *Plaine de Kalwayne* 4°21' [illegible] région du Bari, bords de route, [illegible], feuilles légèrement [illegible], rouge-violacé, [illegible] Stries de [illegible]. — Photographie du type cité par CHIOVENDA : *Spagnoli & Puccioni 614*, 15.6.1924, Costa dei Migiurtini, dintorni di Bender.

Le genre *Commicarpus* a fait l'objet d'une révision par MEIKLE (1978, 1983). Il est curieux de constater qu'il a bien étudié le *Boerhavia* [illegible] CHIOV., qui figure sur la planche XXXIII de CHIOVENDA, mais pas le *Selinocarpus* représenté à côté.

Si on suit la clef donnée par MEIKLE on arrive pour le « *Selinocarpus* » soit à *Commicarpus* [illegible], soit à *C.* [illegible].

FOSBERG, en 1978 également, estime qu'il y a lieu d'unir les genres *Boerhavia* et *Commicarpus*. Nous suivons cependant MEIKLE en nous contentant de faire la combinaison dans le genre *Commicarpus*, laissant aux « [illegible] » (pour reprendre le mot du mycologue JOSSERAND) de binômes, la gloire de la faire aussi au sein des *Boerhavia*.

Pour notre illustration (Fig. 3) Mme Danielle WIRTH-DULAM nous a accordé son aide précieuse. Qu'elle en soit chaleureusement remerciée.

BIBLIOGRAPHIE

CHIOVENDA, E., 1929. — *Flora Somala* 1. Sindacato Italiano Arti Grafiche, Roma.

FOSBERG, F. R., 1978. — Studies in the genus Boerhavia L. (Nyctaginaceae) 1-5. *Smithsonian Contr. Bot.* 39 : 1-20.

JOSSERAND, M., 1958. — Une espèce nouvelle de Tricholomes : [illegible] *Bull. Soc. Mycol. France* 74 : 482-491.

MEIKLE, R. D., 1978. — A key to Commicarpus. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 36 : [illegible].

MEIKLE, R. D., 1983. — Additional notes on Commicarpus (Nyctaginaceae). *Kew Bull.* [illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 217-232.

Recherche et répartition du coniféroside, de la skimmine, d'hétérosides coumariniques voisins et de l'aspéruloside dans quelques groupes botaniques

V. Plouvier

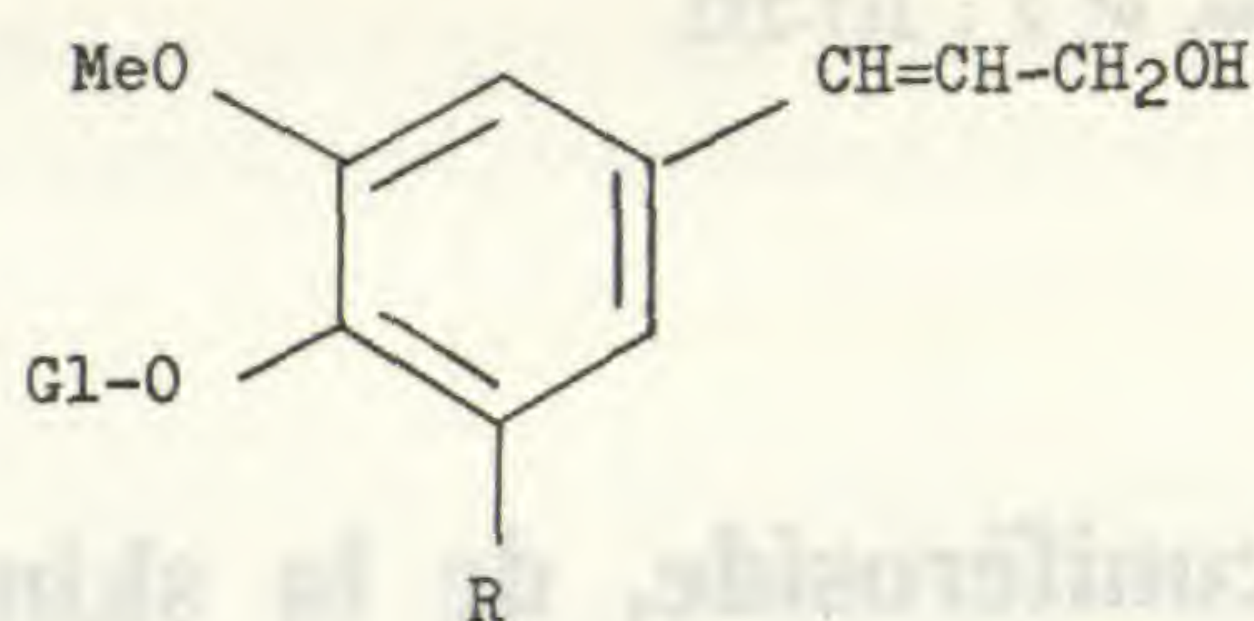
Résumé : La présence des glucosides et aglycones suivants a été établie par méthode chromatographique : coniféroside chez les *Cephalotaxaceae* (3 *Torreya*) et de nombreuses plantes à syringoside, ombelliférone et skimmine chez les *Cupressaceae* (6 espèces), *Pinaceae* (8 *Picea, Tsuga*), *Taxodiaceae* (*Metasequoia, Cunninghamia*), *Moraceae* (5 *Morus*, 9 *Ficus*), *Saxifragaceae* (*Boykinia, Ribes*), *Umbelliferae* (6 espèces), *Convolvulaceae* (4 *Convolvulus*), fraxoside chez 15 *Acer*, 10 *Rhododendron* et 4 *Viburnum*, scopolétine et scopoline chez des plantes diverses. L'aspéruloside a été décelé ou isolé de quelques *Rubiaceae* (*Feretia*...). Une discussion examine la répartition taxinomique de ces glucosides, la coexistence des composés de structure analogue, l'influence du stade de développement et la variabilité des résultats.

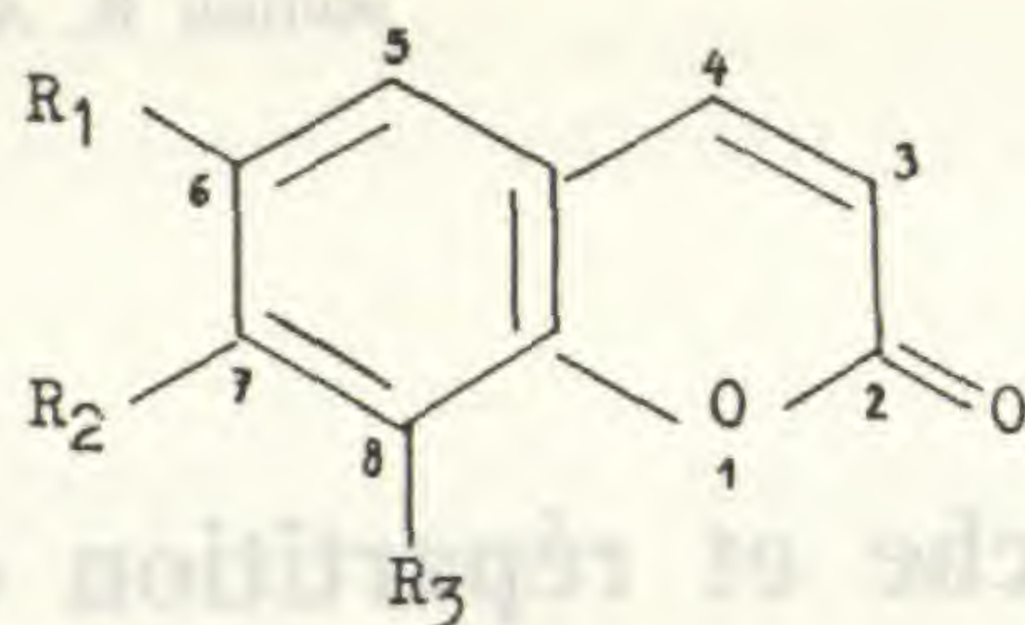
Summary : The occurrence of the following glycosides and aglycons have been shown by chromatographic methods : coniferin in *Cephalotaxaceae* (3 *Torreya*) and numerous plants containing syringin, umbelliferone and skimmin in *Cupressaceae* (6 species), *Pinaceae* (8 *Picea, Tsuga*), *Taxodiaceae* (*Metasequoia, Cunninghamia*), *Moraceae* (5 *Morus*, 9 *Ficus*), *Saxifragaceae* (*Boykinia, Ribes*), *Umbelliferae* (6 species), *Convolvulaceae* (4 *Convolvulus*), fraxin in 15 *Acer*, 10 *Rhododendron* and 4 *Viburnum*, scopoletin and scopolin in various plants. Asperuloside was detected or isolated from several *Rubiaceae* (*Feretia*...). The taxonomic distribution of these glycosides, the coexistence of similar structure compounds, the seasonal influence and the variability of the results are discussed.

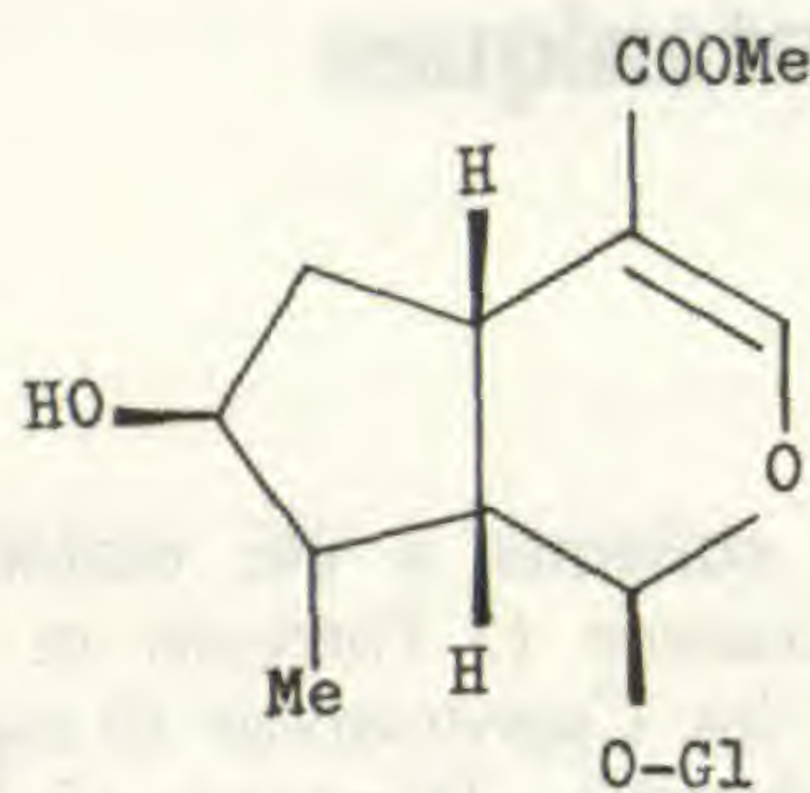
Victor Plouvier, Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris, France.

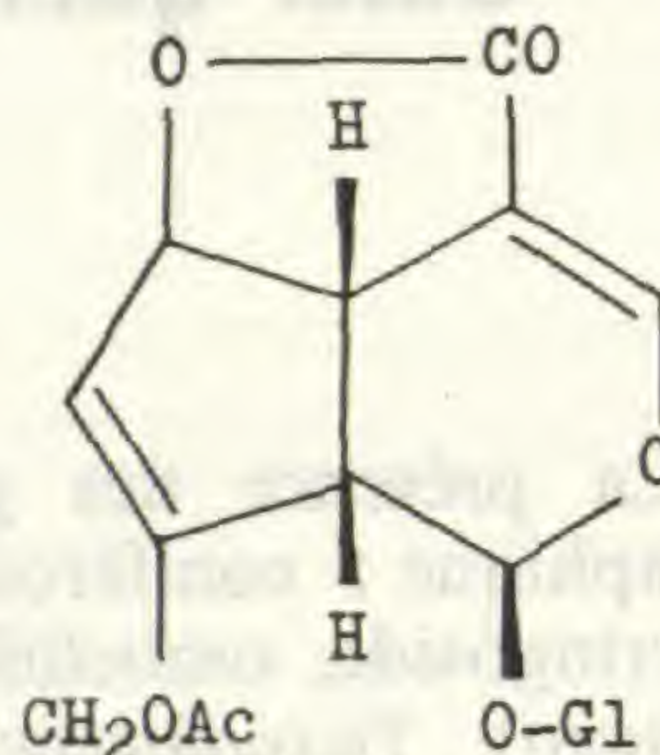
Le présent travail a pour objet d'étudier par chromatographie la répartition des hétérosides suivants — en particulier la skimmine — dans des familles où leur présence était supposée ou déjà signalée chez quelques espèces : coniféroside (glucoside de l'alcool coniférylique) (I : R = H), syringoside (glucoside de l'alcool sinapylique) (I : R = OMe), skimmine (glucoside de l'ombelliférone) (II : $R_1 = R_3 = H$, $R_2 = OGl$), scopoline (glucoside de la scopolétine) (II : $R_1 = OMe$, $R_2 = OGl$, $R_3 = H$), fraxoside (glucoside du fraxétol) (II : $R_1 = OMe$, $R_2 = OH$, $R_3 = OGl$), esculoside (glucoside de l'esculétol) (II : $R_1 = OGl$, $R_2 = OH$, $R_3 = H$) et 2 iridoïdes, loganoside (III) et aspéruloside (IV) tributaires de la méthode utilisée.

Les résultats exposés ci-dessous s'ajoutent à ceux de deux autres notes (Plouvier, 1985, 1987); ils ont été obtenus par la même méthode et permettent donc des comparaisons significatives.









MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'examen porte sur des Ptéridophytes, Gymnospermes, Monocotylédones et surtout des Dicotylédones rangées dans 25 familles. Les espèces ont été choisies en vue de préciser des résultats antérieurs et de faire apparaître des remarques taxinomiques. Familles et genres sont classés suivant la Systématique d'ENGLER (1964). Sauf indication contraire, les organes étudiés sont les rameaux et feuilles (ou tiges vertes feuillées), la plupart récoltés en été (1986, 1987, 1988) dans les collections de plein air et de serres du Muséum, de l'Ecole d'Horticulture du Breuil (Vincennes) et du parc de M[me] DE VILMORIN (Verrières-le-Buisson).

Les extraits aqueux ont été repris par l'éthanol et chromatographiés sur gel de silice (Plastikfolien Kieselgel 60 F_{254} de Merck), migration par mélange butanol-éthanol-eau (4-1,1-1,9), révélation dans l'ultra-violet (λ 254 et 365 nm) puis par pulvérisation de H_2SO_4 en solution méthanolique et chauffage à 80°.

Dans l'ultra-violet 254, le syringoside montre une tache sombre (r_f 0.52) qui par H_2SO_4 est révélée en bleu devenant violet ; le coniféroside diffère par son r_f 0.59, le loganoside par son r_f 0.56 et sa coloration plus tardive rose devenant violet pourpre, l'aspéruloside par son r_f 0.47 et sa coloration bleue persistante.

L'ultra-violet 365 révèle mal de faibles quantités de skimmine (r_f 0.59) en tache bleue peu apparente (ou nulle) mais l'hydrolyse réalisée par H_2SO_4 libère l'ombelliférone qui lui donne une vive fluorescence bleu clair. La scopolétine et la scopoline sont décelées par des taches bleues (r_f 0.79 et 0.53) inchangées par H_2SO_4. Le fraxoside et l'esculoside montrent des taches bleues (r_f 0.45 et 0.64) qui s'éteignent ou diminuent d'intensité par H_2SO_4 (aglycones non fluorescents).

Des chromatographies effectuées après hydrolyse par l'émulsine ont permis de vérifier la nature β-glucosidique des composés recherchés. Le syringoside a été remarqué par sa lenteur d'hydrolyse.

Pour certaines espèces, des analyses ont été effectuées sur plusieurs spécimens de différentes provenances : une fraction exprime le nombre de résultats positifs sur le nombre de spécimens. Les divers composés qui migrent sur les chromatogrammes rendent parfois douteuses des identifications de coumarines : celles-ci ne sont pas mentionnées dans ce travail non exhaustif qui laisse donc le champ libre à d'autres investigations.

Les composés recherchés se conservent dans le matériel sec longtemps abandonné : le syringoside a pu être décelé dans *Paulownia fargesii* après 34 ans, le fraxoside dans *Acer campestre* après 40 ans, l'esculoside dans *Xanthoceras sorbifolia* après 44 ans, l'aspéruloside dans *Asperula tinctoria* après 32 ans ...

PTÉRIDOPHYTES

A ma connaissance, seule la coumarine a été signalée chez *Polypodium hastatum* Thunb. (Suzuki, 1928). — Résultats négatifs avec 25 espèces des genres *Selaginella, Equisetum, Angiopteris, Osmunda, Alsophila, Dicksonia, Nephrolepis, Adiantum, Blechnum, Asplenium, Scolopendrium, Dryopteris, Polystichum, Polypodium, Azolla*. Quelques taches faibles non identifiées.

GYMNOSPERMES

Très répandu chez les *Coniferae*, le coniféroside était déjà signalé en 1866 par Kubel dans la sève cambiale d'*Abies pectinata* DC., *Picea abies* (L.) Karst [syn. *P. excelsa* (Lam.) Link], *Larix europaea* DC., *Pinus cembra* L., *P. strobus* L., *P. sylvestris* L. On pouvait donc croire à sa présence dans les organes végétatifs de nombreuses espèces. En réalité, il a seulement été décelé dans les rameaux de *Pinus bungeana* Zucc. ex Endl., *P. pinea* L., *Sciadopitys verticillata* Sieb. & Zucc., *Juniperus communis* L. (sur 40 *Coniferae* examinés); localisé sans doute uniquement dans la sève cambiale, il apparaît rarement dans les organes étudiés.

En dehors des *Coniferae* (15 espèces examinées), il a été décelé dans les rameaux et aiguilles de *Torreya californica* Torr., *T. grandis* Fort., *T. nucifera* (L.) Sieb. & Zucc.; les rameaux de ce dernier renferment en outre du syringoside, constituant mineur rencontré chez une seule Gymnosperme, *Picea abies* (Freudenberg & Harkin, 1963).

L'ombelliférone et la skimmine ont déjà été décelées chez 21 espèces de *Cupressaceae* (*Cupressus, Chamaecyparis, Thuja, Thujopsis, Libocedrus*, tous les *Juniperus* examinés, Plouvier, 1987). L'ombelliférone a été signalée chez *Picea abies* (Kowalska, 1980; Esterbauer et al., 1980). Comme suite à ces premières recherches, l'ombelliférone et la skimmine ont été décelées dans 16 espèces :

Cupressaceae : *Cupressocyparis leylandii* (A. B. Jacks. & Dallim.) Dallim. & A. B. Jacks., *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach, *Thuja plicata* J. Donn ex D. Don var. *variegata, Microbiota decussata* Komarov (tache faible), *Libocedrus decurrens* Torr. [syn. *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin] (2/4) et var. *fastigiata* et *variegata, Juniperus phoenicea* L.

Pinaceae : *Picea abies* (3/4), *P. albertiana* S. Brown var. *conica, P. gemmata* Rehd. & Wils., *P. glauca* (Moench) Voss, *P. koyamai* Shiras., *P. omorika* (Panč) Purk. (2/3), *P. orientalis* (L.) Link, *P. sitchensis* (Bong.) Carr., *Tsuga canadensis* (L.) Carr. var. *Jeddeloh.*

Taxodiaceae : *Metasequoia glyptostroboides* Hu & Chang (3/3), *Cunninghamia sinensis* R. Br. (2/2).

Résultats négatifs avec 8 autres *Picea*, 3 *Tsuga*, 10 *Abies*, 4 *Pinus*, ... Ainsi, la skimmine rencontrée dans certains *Picea* et *Tsuga* rapproche ces 2 genres et les différencie des genres voisins; elle distingue le *Metasequoia* des *Taxodium*. Elle souligne la parenté entre les 3 familles de *Coniferae*. Des taches fluorescentes non identifiées ont été observées chez *Cephalotaxus drupacea* Sieb. & Zucc.

Les extraits de *Ginkgo* et de la plupart des *Pinaceae* et *Taxodiaceae* sont acides au bicarbonate de sodium : ils renferment des acides shikimique ou quinique (PLOUVIER, 1959). Dans les tiges feuillées de *Sequoia gigantea* TORR. (*Sequoiadendron giganteum* Buchholz), l'acide shikimique est accompagné d'un isomère, l'acide *épi*-3 shikimique, composé nouveau dont l'étude fera l'objet d'une autre publication.

CHLAMYDOSPERMES

Le syringoside a déjà été signalé dans plusieurs *Ephedra* (PLOUVIER, 1962, 1985). Chez *E. equisetina* Bunge et *E. gerardiana* Wall. var. *sikkimensis*, il est accompagné de coniféroside, constituant mineur non encore rencontré chez les Chlamydospermes.

MONOCOTYLÉDONES

Les composés coumariniques sont très peu répandus : coumarine, scopolétine, scopoline, esculétol signalés chez quelques *Gramineae, Orchidaceae*, ... Résultats négatifs avec 30 espèces des genres *Asphodelus, Kniphofia, Ruscus, Ophiopogon, Smilax, Dracaena, Clivia, Pontederia, Sisyrinchium, Iris, Juncus, Palisota, Poa, Lolium, Phalaris, Andropogon, Sasa, Chamaerops, Chamaedorea, Caryota, Arenga, Cyclanthus, Monstera, Xanthosoma, Arum, Pandanus, Cyperus, Strelitzia, Heliconia, Zingiber, Maranta, Vanilla.*

DICOTYLÉDONES

MORACEAE. — L'ombelliférone a déjà été signalée chez *Morus nigra* L. (EL-TAWIL et al., 1980) et *Ficus carica* L. (ASHY & EL-TAWIL, 1981). — Ombelliférone et skimmine décelées dans les feuilles de *Morus alba* L., *M. cathayana* Hemsl., *M. cedrona* Hort., *M. kagayamae* Koidz., *M. nigra, Ficus caillei* Chevalier, *F. capensis* Thunb., *F. carica, F. elastica* Roxb. ex Hornem, *F. henneana* Miq., *F. pilosula* De Wild., *F. platypoda* A. Cunn., *F. religiosa* L. (traces), *F. scott-elliottii* Mildbr. & Burret (traces). Herniarine (méthoxy-7 coumarine) décelée dans *F. cataractarum* Vieill. Résultats négatifs avec 12 autres *Ficus* et dans les genres *Artocarpus, Broussonetia, Maclura, Treculia, Antiaris, Brosimum, Dorstenia, Myrianthus, Debregeasia, Humulus, Cannabis*. Ainsi, la skimmine affecte seulement 2 genres. Sa présence semble constante chez les *Morus*, elle est sporadique chez les *Ficus*.

La scopoline a déjà été signalée dans les feuilles de Mûrier (IIZUKA et al., 1975). — Scopolétine et scopoline décelées dans les 5 *Morus*.

POLYGONACEAE. — L'ombelliférone et la scopolétine ont déjà été signalées chez *Polygonum aviculare* L. (KHVOROST, 1980). Ces coumarines n'ont pas été décelées à plusieurs stades de la végétation (0/3). Scopolétine dans les feuilles de *Rheum palmatum* L. Rares taches non identifiées dans 15 espèces des genres *Rumex, Emex, Polygonum, Fagopyrum, Reynoutria, Muehlenbeckia, Coccoloba, Ruprechtia*.

CALYCANTHACEAE. — Déjà examinés, 3 *Calycanthus* et *Chimonanthus fragrans* Lindl. [syn. *C. praecox* (L.) Link] renferment du calycanthoside et son aglycone l'isofraxidine; les *Calycanthus* ont en outre de l'esculoside, le *Chimonanthus* du fraxoside (PLOUVIER, 1985). — Le *Sinocalycanthus chinensis* Cheng & S. Y. Chang montre des chromatogrammes identiques à ceux des *Calycanthus*. L'*Idiospermum australiense* S. T. Blake (syn. *Calycanthus australiensis* Diels) en diffère par l'absence d'esculoside et une tache fluorescente non identifiée, r_f 0.35; cette espèce rare m'a été envoyée par B. P. M. HYLAND (Atherton, Queensland); ses analogies coumariniques et flavoniques avec les *Calycanthaceae* ne justifient pas sa place dans une famille monospécifique distincte, les *Idiospermaceae*, créée par BLAKE (1972).

SAXIFRAGACEAE. — Un précédent travail a montré la répartition étendue de l'ombelliférone et de la skimmine dans la sous-famille des *Hydrangeoideae* (PLOUVIER, 1987); seuls, quelques *Philadelphus* et *Deutzia reflexa* Duthie en sont dépourvus. *Deinanthe caerulea* Stapf (espèce herbacée) avait montré au printemps des taches faibles pour ces deux composés; elles sont intenses en juillet avec les souches, pétioles et limbes et même en octobre avec les feuilles flétries; cette plante contusée libère une essence à salicylate de méthyle.

Dans les autres sous-familles, l'ombelliférone a déjà été signalée chez *Rodgersia aesculifolia* Batalin, *Heuchera drummondii* Hort., *Ribes rubrum* L. et *Escallonia* × *langleyensis* Veitch (BILLEK & KINDL, 1962). — Ombelliférone et skimmine ont seulement été décelées chez *Boykinia aconitifolia* Nutt. et *Ribes rubrum*. Résultats négatifs dans les genres *Astilbe, Rodgersia* (y compris *R. aesculifolia*), *Aceriphyllum, Bergenia, Boykinia* (4 espèces), *Saxifraga, Tiarella, Tolmiea, Heuchera* (4 espèces), *Ribes* (8 espèces), *Francoa, Itea, Brexia, Carpodetus, Escallonia* (y compris *E.* × *langleyensis*). Une distinction chimique nette apparaît donc entre ces plantes — la plupart herbacées — et les *Hydrangeoideae* : elle ne semble pas suffisante pour en tirer un argument en faveur de la systématique d'HUTCHINSON (1969).

L'aspéruloside, déjà signalé dans les *Escallonia* (PLOUVIER, 1956), a été confirmé dans les 10 espèces examinées. Il est seul (*E. philippiana* Mast.) ou accompagné d'iridoïdes mineurs à tache bleue après pulvérisation de H_2SO_4 [*E. illinita* K. Presl, *E. rubra* (Ruiz & Pav.) Pers.] ou à tache rouge brun (rameaux d'*E. floribunda* H.B.K., *E. rubra*).

ROSACEAE. — La herniarine a déjà été signalée dans les écorces de *Prunus mahaleb* L. (PLOUVIER, 1960). — Ombelliférone et skimmine décelées avec elle dans les écorces et feuilles. Les coumarines sont répandues dans le genre *Prunus* où 15 espèces examinées ont montré des taches fluorescentes diverses. Par contre, les plantes courantes de 25 autres genres ont donné des résultats négatifs.

RUTACEAE. — Le syringoside, déjà signalé dans 3 *Phellodendron* (PLOUVIER, 1987), a été décelé dans les rameaux de *P. sachalinense* (Friedr. Schmidt) Sarg. Coniféroside décelé dans *Skimmia foremanni* Knight et *S. japonica* Thunb.; il accompagne, comme constituant mineur le syringoside de *Fortunella japonica* (Thunb.) Swingle et de 3 *Citrus* (MATSUBARA et al., 1988), de *Coleonema album* (Thunb.) Bartl. & Wendl. f. et de *Phellodendron*.

L'ombelliférone et la skimmine déjà signalées dans 3 *Phellodendron* existent aussi dans *P. sachalinense*. La scopolétine et la scopoline ont déjà été signalées dans *Murraya exotica* L. [syn. *M. paniculata* (L.) Jack] (BOSE & MOOKERJEE, 1937), *Ptelea trifoliata* L. (KOROSI et al., 1975), *Skimmia laureola* Hook. f. (racines) (SOOD et al., 1978). Elles ont été confirmées et en

outre décelées dans *Ptelea baldwinii* Torr. & Gray, *P. nitens* Greene, *Phellodendron sachalinense, Skimmia foremanni, S. fortunei* Mast. (syn. *S. reevesiana* Fort.), *S. japonica*. Taches fluorescentes dans beaucoup d'espèces.

MELIACEAE. — La scopolétine a déjà été signalée dans *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq. (BASAK & CHAKRABORTY, 1970) et *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. (ADESINA, 1983). — Scopolétine seule décelée dans les rameaux de *Cedrela sinensis* Juss., *C. australis* F. Muell., *Khaya senegalensis, Swietenia candollei* Pittier, *Carapa guianense* Aubl., *Trichilia emetica* Vahl, *T. odorata* Andr. Dans les feuilles de *Melia azedarach* L., espèce déjà étudiée (KHALIL et al., 1979), les seules coumarines observées ont été la scopolétine et la scopoline tardivement apparues en automne.

CORIARIACEAE. — Ombelliférone et skimmine décelées dans les feuilles de *Coriaria myrtifolia* L., en août, non en mai ni en octobre ; la tache fluorescente d'un autre β-glucoside apparaît à r_f 0.70 après pulvérisation de H_2SO_4. Résultats négatifs avec *C. japonica* A. Gray.

ACERACEAE. — Fraxoside décelé dans les rameaux de 15 espèces : *Acer campestre* L., *A. cappadocicum* Gled., *A. ginnala* Maxim., *A. grandidentatum* Nutt. (tache faible), *A. griseum* (Franch.) Pax (tache faible), *A. hersii* Rehd., *A. japonicum* Thunb., *A. monspessulanum* L. (tache faible), *A. opalus* Mill., *A. palmatum* Thunb. var. *dissectum, A. pensylvanicum* L., *A. platanoides* L., *A. pseudo-platanus* L., *A. rufinerve* Sieb. & Zucc., *A. saccharophorum* K. Koch. Les feuilles de quelques espèces en renferment un peu. Résultats négatifs avec *Acer carpinifolium* Sieb. & Zucc., *A. cissifolium* (Sieb. & Zucc.) C. Koch, les *Negundo* et *Dipteronia*. Le fraxoside marque l'homogénéité du genre *Acer* et confirme la parenté de cette petite famille avec les *Sapindaceae* et *Hippocastanaceae* où il est très répandu.

BUXACEAE. — La scopolétine a déjà été signalée chez *Buxus microphylla* Sieb. & Zucc. (PARK et al., 1984). — Scopolétine et scopoline décelées dans *Pachysandra terminalis* Sieb. & Zucc. et *Sarcococca hookeriana* Baill. Résultats négatifs avec d'autres *Buxus*.

CORNACEAE. — Le syringoside a déjà été signalé dans *Torricellia angulata* Oliv. (JENSEN & NIELSEN, 1980), le loganoside dans *Cornus officinalis* Sieb. & Zucc. (ENDO & TAGUCHI, 1973), *Mastixia arborea* C. B. Clarke (WIEFFERING, 1966) et *Alangium lamarckii* Thw. (BATTERSBY et al., 1971). — Loganoside confirmé dans *C. officinalis*. Résultats négatifs avec les rameaux de 12 autres *Cornus, Alangium platanifolium* Sieb. & Zucc., *Davidia, Nyssa*, ... Le magnolioside de *Griselinia littoralis* Raoul (JENSEN & NIELSEN, 1980) y est confirmé ; autres taches, présence d'esculoside.

ARALIACEAE. — Le syringoside a déjà été signalé dans *Evodiopanax innovans* Nakai (YASUE et al., 1970), *Acanthopanax senticosus* (Rupr. & Maxim. ex Maxim.) Harms (racines) (SHIH, 1981) et *A. gracilistylus* W. W. Sm. (racines) (XIANG & XU, 1983), la scopoline « en quantité considérable » dans *Hedera helix* L. (URBAN, 1958). — 20 espèces examinées dans les genres *Tupidanthus, Trevesia, Fatsia, Fatshedera, Dizygotheca, Schefflera, Oreopanax, Pseudopanax, Polyscias, Acanthopanax, Kalopanax, Cussonia, Hedera, Aralia, Panax, Delarbrea*. Syringoside seulement décelé dans les écorces d'*Hedera helix* (1/5), scopolétine et scopoline

dans *Acanthopanax lasiogyne* Harms et *Panax arboreum* Forst. f. Pour tous les spécimens d'*Hedera helix*, les taches correspondant à la scopoline ont été très faibles ou nulles, en outre, présence ou non de scopolétine, d'esculoside... Les coumarines sont peu répandues dans cette famille.

UMBELLIFERAE, sous-famille des *Apioideae*. — Le coniféroside a déjà été signalé dans les racines d'*Angelica archangelica* L. (LEMMICH et al., 1983). — Syringoside décelé dans *Ferula tingitana* L. (avec traces de coniféroside).

L'ombelliférone est très répandue. Elle a été décelée dans 15 espèces (sur 40 examinées), présence déjà connue dans la plupart d'entre elles : *Pimpinella anisum* L., *P. saxifraga* L., *Seseli gummiferum* Pall., *S. montanum* L., *S. tortuosum* L., *Foeniculum vulgare* Mill. et var. *bronze, Anethum graveolens* L., *Ligusticum lucidum* Mill., *Angelica amurensis* Schischk, *A. archangelica, A. sylvestris* L., *Levisticum officinale* W. D. J. Koch, *Ferula tingitana, Dorema ammoniacum* D. Don, *Peucedanum verticillare* Spreng.

La skimmine, déjà signalée dans les graines d'*Apium leptophyllum* F. Muell. (SHARMA et al., 1980), a été décelée seulement dans 6 espèces : *Seseli tortuosum, Foeniculum vulgare* var. *bronze, Ligusticum, Angelica archangelica, Dorema, Peucedanum.*

La scopolétine et la scopoline ont été décelées dans les 15 espèces à ombelliférone (taches faibles ou manquantes dans quelques essais) et en outre dans *Falcaria vulgaris* Bernh., *Ferula communis* L., *Heracleum lehmannianum* Bunge, *Thapsia villosa* L., ... Il faut ajouter que l'ombelliférone et la scopolétine avaient été signalées chez *Falcaria* (ZIELINSKA-SOWICKA & GUDEJ, 1973 ; GUDEJ, 1977) et *Heracleum* (KOMISSARENKO & TEMIRBEKOV, 1975). L'ombelliférone des racines de *Pimpinella saxifraga* (SVENDSEN, 1952) n'y a pas été retrouvée.

Les *Apioideae* sont riches en coumarines, cependant aucune tache fluorescente n'a été observée dans certains genres : *Chaerophyllum, Anthriscus, Smyrnium, Conium, Bupleurum, Trinia, Petroselinum, Crithmum, Meum,...*

ERICACEAE. — La skimmine a déjà été signalée chez *Enkianthus campanulatus* (Miq.) Nichols. (OGAWA et al., 1986). — Sa présence y est confirmée ; résultats négatifs avec 15 espèces des genres *Kalmia, Rhododendron, Gaultheria, Pernettya, Andromeda, Leucothoe, Chamaedaphne, Arbutus, Arctostaphylos, Calluna, Erica, Bruckenthalia.*

Le fraxétol a déjà été signalé chez *Rhododendron thymifolium* Maxim. (YANG & WANG, 1982) et *R. capitatum* Maxim. (WANG et al., 1984). — Fraxoside décelé dans les rameaux des 10 *Rhododendron* examinés : *R. apodectum* Balf. f. & W. W. Sm., *R. charianthum* Hutch., *R. decorum* Franch., *R. hippophaeoides* Balf. f. & W. W. Sm., *R. hirsutum* L., *R. japonicum* (A. Gray) Suring., *R. luteum* Sweet, *R. racemosum* Franch., *R. trichanthum* Rehd., *R. yunnanense* Franch. Scopolétine et scopoline dans *R. decorum* et *R. hippophaeoides* ; esculoside dans ce dernier. Aspéruloside décelé dans *Andromeda niiko* Hort.

EBENACEAE. — La scopolétine a déjà été signalée dans les écorces de *Diospyros siderophylla* L. (LU & ZHANG, 1982) et *D. gracilipes* Hiern (DEBRAY et al., 1973). — Scopolétine et scopoline décelées dans les feuilles de *D. kaki* L. f., *D. lotus* L., *D. virginiana* L.

OLEACEAE. — Le syringoside a déjà été signalé dans 10 genres d'*Oleaceae* (*Jasminum, Fontanesia, Fraxinus, Syringa, Ligustrum, Osmanthus, Siphosmanthus, Phillyrea, Osmarea,*

Forestiera) (PLOUVIER, 1948, 1951, 1954), le coniféroside dans 4 *Forsythia* (THIEME & WINKLER 1969), *Fraxinus quadrangulata* Michx. (PLOUVIER, 1954) et la sève cambiale de *F. mandshurica* Rupr. et *Syringa vulgaris* L. (TEREZAWA et al., 1984).

Syringoside seul décelé dans les rameaux de *Jasminum arborescens* Roxb., *J. nudiflorum* Lindl., 8 *Fraxinus, Syringa emodii* Wall. ex Royle, *S. josikaea* Jacq. f. ex Rchb., *S. microphylla* Diels, *S. patula* Nakai, *Ligustrum ibota* Sieb. ex Sieb. & Zucc., *L. ionandrum* Diels (syn. *L. delavayanum* Hariot). Coniféroside seul dans *Forsythia ovata* Nakai et *Fraxinus quadrangulata*.

Syringoside avec coniféroside mineur dans les rameaux de *Jasminum fruticans* L., *J. pubigerum* D. Don, *Fontanesia phillyreoides* Labill., *Syringa afghanica* C. K. Schneid., *S.* × *persica* L., *S. velutina* Komarov, *S. vulgaris* (1/2), *S. wilsonii* C. K. Schneid., *Ligustrum ovalifolium* Hassk. (traces), *Osmanthus armatus* Diels, O. heterophyllus (D. Don) P. S. Green, *Siphosmanthus delavayi* Franch., *Phillyrea angustifolia* L., *P. decora* Boiss. & Bal., *P. latifolia* L., *Osmarea burkwoodii* Burkw. & Skipw.; le syringoside est seul dans les feuilles persistantes des 7 dernières espèces.

Ni syringoside, ni coniféroside dans *Jasminum* × *beesianum* Forrest & Diels, *J. humile* L. fa. *wallichianum, J. officinale* L., *J. polyanthum* Franch., *J. primulinum* Hemsl. (syn. *J. mesnyi* Hance), *Ligustrum amurense* Carr., *L. compactum* Hook. f. & Thoms., *L. japonicum* Thunb., et les genres *Abeliophyllum, Schrebera, Olea, Chionanthus, Noronhia.*

La répartition du syringoside paraît donc générale chez les *Syringa*, elle est sporadique chez les *Jasminum, Fraxinus* et *Ligustrum*. Des taches correspondant à la scopolétine et à la scopoline ont été remarquées chez *Syringa vulgaris* et *Ligustrum compactum* (rameaux). Esculoside décelé dans *Olea europaea* L. : déjà signalé dans *O. africana* Mill. (TSUKAMOTO et al., 1984).

MENYANTHACEAE. — Dans le *Menyanthes trifoliata* L., la scopolétine déjà signalée (CIACERI, 1972) est accompagnée de scopoline (rameaux et feuilles). Les souches et tiges renferment du loganoside (méliatine) isolé par BRIDEL (1910, 1911, 1913); les feuilles en sont dépourvues.

RUBIACEAE. — L'ombelliférone et la skimmine ont été signalées chez *Cephalanthus spatelliferus* Baker (LIMA & POLONSKY, 1973). — Seules, la scopolétine et la scopoline ont été décelées dans *C. occidentalis* L. Le fabiatrin (primevéroside en 7 de la scopolétine) rencontré dans *Hymenodictyon floribundum* Robinson (CAMPOS NEVES, 1968) y est confirmé. Sa présence est probable dans *Deppea grandiflora* Schlecht. Essence à salicylate de méthyle chez *Oxyanthus formosus* Hook. f.

Très répandu chez les *Rubiaceae*, l'aspéruloside a d'abord été recherché par une réaction colorée non spécifique : extrait aqueux bleuissant par ébullition avec HCl (BRIGGS & NICHOLLS, 1954), puis par des extractions à l'état pur (PLOUVIER & FAVRE-BONVIN, 1971). La chromatographie a confirmé sa présence dans les genres *Paederia, Gardenia, Morinda, Coprosma, Crucianella, Asperula, Galium, Rubia*. En outre, il a été isolé de *Spermacoce tenuior* L., *Vaillantia hispida* L., *Rubia peregrina* L. (rdt 1 % sec), *R. tinctorum* L. et décelé dans *Bouvardia leiantha* Benth., *Feretia aeruginescens* Stapf (rameaux et feuilles) et *Sherardia arvensis* L. Il est parfois seul mais plus souvent accompagné d'iridoïdes mineurs montrant des taches bleues après pulvérisation de H_2SO_4. Il est lui-même mineur auprès d'eux dans le

Galium mollugo L. Le loganoside déjà signalé dans quelques espèces (*Hymenodictyon, Nauclea, Mitragyna, Gardenia*) a été décelé chez *Cephalanthus occidentalis* (tache faible).

Résultats négatifs pour les coumarines et iridoïdes dans les genres *Rondeletia, Sarcocephalus, Mussaenda, Hoffmannia, Vangueria, Guettarda, Coffea, Ixora, Psychotria, Cephaelis, Psilanthus, Uragoga* (rameaux).

CONVOLVULACEAE. — La scopolétine a déjà été signalée chez *Convolvulus scammonia* L. et *Ipomoea orizabensis* Led. (POWER & ROGERSON, 1912), l'ombelliférone et la scopolétine chez *C. arvensis* L., *C. lanatus* Vahl (EL-NASR, 1982) et *C. aeronisys* L. (ASHY & EL-TAWIL, 1981). — Ombelliférone, skimmine, scopolétine, scopoline décelées dans *Convolvulus arvensis, C. cneorum* L., *C. lineatus* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., skimmine et scopoline dans *Convolvulus mauritanicus* Boiss., ombelliférone avec ou sans scopolétine dans *C. tricolor* L. et *Ipomoea rubro-caerulea* Hook. Résultats négatifs : *C. siculus* L., *I. hederacea* Jacq., *I. purpurea* Roth.

SOLANACEAE. — La scopolétine et la scopoline ont déjà été signalées dans de nombreuses espèces (KALA, 1958 ; PLOUVIER, 1987). — Il faut y ajouter *Scopolia carniolica* Jacq., *Solanum jasminoides* Paxt. (scopolétine seule), *S. wendlandii* Hook. f., *Cyphomandra betacea* (Cav.) Sendt., *Brugmansia sanguinea* (Ruiz & Pav.) D. Don, *Nicandra physaloides* Gaertn. (scopolétine seule), *Nierembergia gracilis* Hook. Le fabiatrin, déjà signalé dans les racines de *Physochlaina infundibularis* Kuang (CHEN et al., 1982), a été décelé dans les racines de *P. orientalis* G. Don (tache très faible avec tiges et feuilles).

Résultats négatifs dans les genres *Lycium, Dunalia, Iochroma, Hyoscyamus, Physalis, Saracha, Capsicum, Lycopersicum, Cestrum, Browallia, ...*

BIGNONIACEAE. — Le coniféroside a été signalé dans les écorces de *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud. où il accompagne le syringoside (STICHER & LAHLOUB, 1982). Il a été recherché sans succès dans les petits rameaux et les écorces de grosses branches (0/6). Peut-être est-il en trop faible quantité, localisé dans la sève cambiale ou présent dans de rares spécimens ?

CAPRIFOLIACEAE. — De nombreux *Lonicera* ont déjà été examinés pour la recherche du syringoside, du coniféroside et du loganoside (PLOUVIER, 1985, 1987). — Coniféroside décelé dans *Lonicera tatarica* L. où il accompagne le syringoside et dans *Viburnum macrocephalum* Fort. (rameaux en juin, non en septembre). Fraxoside déjà signalé chez *V. awabuki* Hort. (*V. odoratissimum* Ker-Gawl var. *awabuki*) (KUROYANAGI et al., 1987) décelé dans les rameaux de *V. dentatum* L. et var. *scabrellum, V. fragrans* Loisel, *V. sieboldii* Miq. ; résultats négatifs avec 15 autres *Viburnum*. Scopolétine et esculoside décelés dans *Kolkwitzia amabilis* Graebn. ; scopolétine et scopoline dans *Dipelta floribunda* Maxim. et plusieurs *Lonicera* ; ils coexistent avec le fraxoside et l'isofraxoside des *Diervilla* (PLOUVIER, 1985).

Le loganoside des *Lonicera* et *Symphoricarpus* (PLOUVIER, 1987) est uniquement localisé dans les rameaux. La présence d'iridoïdes chez *Adoxa moschatellina* L. (*Adoxaceae*) est marquée par la coloration bleue de ses extraits chauffés avec HCl : il est intéressant de noter que certains spécimens sont dépourvus d'iridoïdes.

Dipsacaceae. — Traces de syringoside décelées avec le coniféroside de *Scabiosa graminifolia* L., scopolétine et scopoline dans les tiges et feuilles de *Scabiosa uralensis* Roem. & Schult. Le loganoside déjà signalé chez *Dipsacus sylvestris* Mill. (Jensen et al., 1979) y a été confirmé et décelé dans les tiges de *Cephalaria leucantha* Schrad. Résultats négatifs avec les tiges de 10 espèces (*Dipsacus, Cephalaria, Scabiosa, Knautia, Morina*).

Campanulaceae. — Le fraxoside et l'isofraxoside ont déjà été isolés de *Campanula alliariifolia* Willd. (Plouvier, 1970), le fraxoside de *C. ochroleuca* (Kem.-Nat.) Kem.-Nat. (Dzhumyrko, 1984). Ces glucosides n'ont pas été décelés dans 20 espèces des genres *Campanula, Symphyandra, Adenophora, Specularia, Phyteuma, Codonopsis, Wahlenbergia, Jasione, Platycodon, Siphocampylus, Lobelia*. Scopolétine et scopoline décelées dans les tiges et feuilles de *Campanula alliariifolia* et *C. primulifolia* Brot.

Compositae. — La skimmine signalée dans les capitules de *Chrysanthemum leucanthemum* L. (Sagareish Ili et al., 1980) a été décelée dans ceux de *C. maximum* Ramond (tache faible). Résultats négatifs avec ceux de *C. coronarium* L., *C. monspeliense* L., *C. myconis* L., *Matricaria inodora* L., *Anacyclus pyrethrum* DC.

La skimmine signalée chez *Hieracium pilosella* L. (Plouvier, 1987) a été décelée dans *H. amplexicaule* L. Résultats négatifs avec 12 autres *Hieracium*. Scopolétine et scopoline décelées dans *H. bupleuroides* C. C. Gmel.

DISCUSSION

Sur la répartition et la coexistence.

Les résultats précédents mettent en évidence la répartition étendue et sporadique des hétérosides coumariniques étudiés. On les rencontre dans les familles les plus diverses, primitives ou évoluées, plus souvent dans les plantes ligneuses que dans les plantes herbacées.

Le syringoside est localisé dans les rameaux et les feuilles persistantes (*Oleaceae*); le coniféroside se trouve de même dans les rameaux et souvent exclusivement dans la sève cambiale (*Coniferae*). Ces deux hétérosides qui diffèrent seulement par un méthoxyle coexistent dans un bon nombre d'espèces, le constituant majeur étant le coniféroside chez les Gymnospermes, le syringoside chez les Dicotylédones.

La skimmine a été rencontrée dans 4 familles nouvelles. Plus souvent décelée dans les feuilles, elle existe aussi dans les rameaux des espèces qui ne sont pas trop pauvres (*Metasequoia, Morus*). Chez les *Hydrangeoideae*, les rameaux en renferment beaucoup plus que les feuilles.

La scopoline et surtout la scopolétine sont les coumarines les plus répandues : on les trouvera sans doute réparties sporadiquement dans toutes les familles de Dicotylédones. Le présent travail a mentionné leur existence seulement dans les cas où elle est bien établie et jugée intéressante.

En général, la skimmine et la scopoline sont accompagnées de leur aglycone — ce qui

facilite leur diagnose — mais il n'est pas rare de rencontrer l'un sans l'autre, surtout l'aglycone seul. Beaucoup de publications indiquent la présence d'aglycone mais le glucoside n'a pas été recherché. La coexistence de l'ombelliférone et de la scopolétine souvent remarquée dans la littérature (*Umbelliferae, Convolvulaceae,...*) entraîne celle de leur glucoside, skimmine et scopoline qui diffèrent seulement par un méthoxyle.

Le fraxoside est nettement plus répandu dans les rameaux que dans les feuilles (*Acer, Rhododendron, Viburnum*). L'esculoside l'accompagne chez les *Fraxinus*; il coexiste souvent avec les autres coumarines (scopolétine) et montre une répartition très sporadique dans les groupes étudiés.

Quant aux iridoïdes, le loganoside se rencontre uniquement dans les rameaux (cependant signalé dans les feuilles de *Loasaceae*), l'aspéruloside est à la fois dans les rameaux et les feuilles, souvent accompagné d'iridoïdes mineurs.

L'analogie structurale entre le coniféroside et la scopoline suggère un passage théorique simple de l'un à l'autre : oxydation de la fonction alcool primaire de l'aglycone, hydroxylation donnant un acide-phénol 1-5 et lactonisation de celui-ci. Cependant, ces deux hétérosides ne se rencontrent pas toujours dans les mêmes groupes botaniques : pas de scopoline avec le coniféroside des *Coniferae*, pas de coniféroside avec la scopoline des *Solanaceae*.

Le syringoside correspond de même au calycanthoside. Celui-ci paraît maintenant moins répandu qu'on avait pensé lors des premières recherches (Plouvier, 1985), des confusions ayant été faites avec la scopoline dont le r_f est très voisin.

Le β-D-glucoside de l'alcool *p*-coumarylique qui correspond à la skimmine a été rencontré une seule fois chez les végétaux, dans la sève cambiale de *Picea abies* (Freudenberg & Harkin, 1963). Comme les alcools coniférylique et sinapylique, l'alcool *p*-coumarylique est précurseur de la lignine (Freudenberg & Neish, 1968); il en est libéré par hydrolyse ou décomposition fongique des bois.

Sur la variabilité.

Plusieurs analyses effectuées sur les mêmes espèces ont révélé la variabilité des résultats avec l'organe considéré et son état de développement, avec les facteurs de l'environnement (substrat, climat,...) et pour les espèces *sensu lato*, avec la position dans la systématique infra-spécifique. Peut-on supposer une même composition coumarinique dans les tiges et les feuilles, avant et après lignification, floraison, fructification, sous un climat tempéré ou tropical, et chez des individus en voie de divergence évolutive? Cette variabilité, surtout importante pour les composés mineurs, explique l'impossibilité de reproduire certains résultats de la littérature. D'ailleurs, tous doivent être interprétés à la lumière des méthodes qui les ont fournis.

Des examens effectués à plusieurs stades de la végétation ont montré dans la plupart des cas l'apparition tardive des coumarines dans les organes jeunes et leur accumulation avec l'âge.

A la fin de mai, pas de syringoside dans les pousses de *Siphosmanthus* et *Phillyrea decora*, les tiges vertes (15-20 cm) de *Paulownia tomentosa*; pas de coniféroside dans celles de *Lonicera pileata* Oliv. Les tiges de *Paulownia* de 40 cm voient apparaître un peu de syringoside dans la partie proximale (10-15 cm) qui est la plus lignifiée.

A la fin d'avril, pas de skimmine dans les pousses de *Metasequoia*, pourtant bien développées; elle apparaît vers le 15 mai après une période plus chaude et se trouve encore en octobre dans les feuilles un peu brunies et tombantes. En mai, les jeunes aiguilles vert pâle de *Picea abies* et de *Cunninghamia* en sont dépourvues, celles de *P. glauca*, plus développées en renferment déjà.

De même, pas de scopolétine ni de scopoline en mai dans les feuilles de *Phellodendron, Melia, Pachysandra, Diospyros*; leur tache est nette au milieu de l'été. L'accumulation de scopolétine en automne dans les feuilles de Prunier a déjà été signalée (SHCHERBANOVS'KII, 1966).

A la fin de mai, peu (ou pas) de fraxoside dans les feuilles d'*Acer hersii*, les tiges vertes de *Pavia flava* Moench (syn. *Aesculus octandra* Marsh.) et *Xanthoceras sorbifolia* Bunge; en octobre, fraxoside très augmenté; en outre, dans les tiges lignifiées, esculoside, scopolétine et scopoline.

Toutefois, les organes jeunes des plantes riches en coumarines présentent déjà en avril-mai toutes les taches des organes adultes : feuilles de *Jamesia americana* Torr. & Gray, *Skimmia fortunei, Daphne tangutica* Maxim., *Enkianthus campanulatus*, rameaux de *Fraxinus angustifolia* Vahl.

SUR LA TAXINOMIE.

Les fluctuations métaboliques liées à la vie de l'individu masquent les caractères liés à l'espèce, aussi faut-il multiplier les analyses et avoir des résultats comparables pour accéder aux données chimiotaxinomiques.

Comme d'autres métabolites, les hétérosides coumariniques sont souvent décelés dans des espèces isolées ou des petits groupes d'espèces voisines dont ils soulignent alors la proche parenté. Ils définissent un caractère chimique appartenant à un ancêtre commun proche dans le temps ou n'ayant eu qu'une faible aptitude à la diversification (*Juniperus, Morus, Phellodendron, Acer, Rhododendron, Syringa,...*).

Mais les mêmes composés se rencontrent aussi dans des espèces moins voisines que le botaniste n'a pas rangées dans le même genre, la même tribu, la même sous-famille (syringoside des *Oleaceae*, aspéruloside des *Rubiaceae*). Malgré l'évolution morphologique, ces structures restées inchangées sont les témoins d'une parenté plus lointaine qui réclame une confirmation par d'autres arguments.

Les répartitions sporadiques sont souvent très clairsemées, ne marquant qu'une parenté douteuse ou inacceptable. Les mêmes structures se retrouvent dans les familles les plus diverses, telle la skimmine dans le *Metasequoia*, les *Convolvulus*, les *Hieracium*,... Au delà des groupes plus ou moins bien dessinés par ces répartitions apparaît la notion de plan unique préfigurant chez tous les végétaux vasculaires la biogenèse et le rôle — au moins potentiel — des coumarines simples. Dans la plupart des groupes botaniques, l'évolution a seulement ajouté quelques substituants (hydroxyles et méthoxyles).

L'ombelliférone et la trihydroxy-3, 6, 7 coumarine ont été signalées dans deux Algues Chlorophycées, *Cymopolia barbata* et *Dasycladus vermicularis* (MENZEL et al., 1983), la coumarine dans *Polypodium hastatum*. Ainsi, la synthèse des coumarines existe déjà dans certaines espèces de groupes très primitifs. De même, *Picea abies* paraît exceptionnel par sa coumarine, sa scopolétine, son esculoside (KOWALSKA, 1980) alors que les *Coniferae* sont caractérisés par la skimmine. Mais, de nouvelles recherches et des méthodes plus fines ne vont-elles pas augmenter le nombre de ces espèces privilégiées, élevant le niveau de ces groupes inférieurs?

Actuellement, les Ptéridophytes semblent presque dépourvus de coumarines, les Monocotylédones restent très pauvres, les Gymnospermes ont révélé la présence de skimmine. Chez les Dicotylédones, les familles à coumarines simples, hydroxylées et méthoxylées sont nombreuses et très étudiées. Parmi elles, des familles privilégiées (*Rutaceae, Umbelliferae, ...*) synthétisent en outre des structures plus complexes, telles que les furocoumarines.

La coexistence de plusieurs composés voisins, majeurs et mineurs chez les coumarines, les iridoïdes, ... révèle l'activité de multiples voies biogénétiques donc d'enzymes nombreux ou peu spécifiques ; les modifications éventuelles de leur équilibre confèrent au métabolisme une souplesse favorable à l'évolution.

D'autres métabolites conduiraient à des remarques analogues sans pour autant découper les mêmes phylums par leur répartition et l'évolution propre de leurs structures. La taxinomie doit les prendre tous en considération : elle en tirera profit après le choix judicieux d'une hiérarchie qui saurait les accorder.

BIBLIOGRAPHIE

ADESINA, S. K., 1983. — Chemical examination of Khaya ivorensis and K. senegalensis. *Fitoterapia* 54 : 141-143.

ASHY, M. A. & EL-TAWIL, B. A. H., 1981. — The coumarin constituents of Ficus carica L. and Convolvulus aeyranisis L. *Pharmazie* 36 : 297.

BASAK, S. P. & CHAKRABORTY, D. P., 1970. — Chemical investigation of Azadirachta indica leaf (Melia azadirachta). *J. Indian Chem. Soc.* 47 : 722.

BATTERSBY, A. R., KAPIL, R. S., SHOEB, A., POPLI, S. P., BURNETT, A.R. & KNOWLES, G. D., 1971. — Alangiside : monoterpenoid lactam. *J. Chem. Soc.* D (16) : 904-905.

BILLEK, G. & KINDL, H., 1962. — Über die phenolischen Inhaltsstoffe der Familie Saxifragaceae. *Monatsh. Chem.* 93 : 85-98.

BLAKE, S. T., 1972. — *Contrib. Queensl. Herb.* 12.

BOSE, P. K. & MOOKERJEE, A., 1937. — The constitution of the glucoside present in Murraya exotica. *J. Indian Chem. Soc.* 14 : 489-491.

BRIDEL, M., 1910, 1911, 1913. — Sur la méliatine, glucoside nouveau retiré du Trèfle d'eau. *J. Pharm. Chim.* (7) 2 : 165 ; (7) 4 : 49-56, 97-104, 161-166 ; (7) 7 : 529.

BRIGGS, L. H. & NICHOLLS, G. A., 1954. — Chemistry of the Coprosma genus. The occurrence of asperuloside. *J. Chem. Soc.* 3940-3943.

CAMPOS NEVES, M. T. & CAMPOS NEVES, A. DA S., 1968. — Some alkaloid carbohydrate and coumarin determinations in the bark of the trunk and branches of Hymenodictyon floribundum. *Chem. Abstr.* 69 : 33505.

CHEN, Z., CHANG, X., QIN, G., WANG, B. & XU, R., 1982. — Studies on the chemical constituents of the roots of Physochlaina infundibularis Kuang. *Chem. Abstr.* 96 : 11552.

CIACERI, G., 1972. — Chromatographic identification of coumarin derivatives in Menyanthes trifoliata. *Fitoterapia* 43 : 134-138.

DEBRAY, M., ARAUD, Mrs. O. & PARIS, R. R., 1973. — A native Madagascar Ebenaceae, Diospyros gracilipes. *Plant Med. Phytother.* 7 : 77-81.

DZHUMYRKO, S. F., 1984. — Coumarins from species of the genus Campanula. *Khim. Prir. Soedin* 5 : 652.

EL-NASR, M. M. S., 1982. — Coumarins of Convolvulus lanatus and C. arvensis. *Fitoterapia* 53 : 189-190.

EL-TAWIL, B. A., ASHY, M. A., TAWFIK, N. I., KHALIL, A. M. & BAHAFI, S. O., 1980. — The constituents of the Morus nigra L. plants. *Pharmazie* 35 : 324.

ENDO, T. & TAGUCHI, H., 1973. — Constituents of Cornus officinalis. *Yakugaku Zasshi* : 93 : 30-32.

ENGLER, A. 1964. — *Syllabus der Pflanzenfamilien.* Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

ESTERBAUER, H., SCHWARZL, E. & GRILL, D., 1980. — Umbelliferone in needles of Picea abies. *Z. Naturforsch. C : Biosci.* 35 C : 682-684.

FREUDENBERG, K. & HARKIN, J. M., 1963. — The glucosides of the cambial sap of Spruce. *Phytochemistry* 2 : 189-193.

FREUDENBERG, K. & NEISH, A. C., 1968. — *Constitution and Biosynthesis of Lignin.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

GUDEJ, J., 1977. — Polyphenolic compounds in the herb of Falcaria vulgaris. *Acta Pol. Pharm.* 34 : 305-311.

HUTCHINSON, J., 1969. — *Evolution and Phylogeny of flowering plants.* Academic Press, London and New York.

IIZUKA, T., KOIKE, S. & MIZUTANI, J., 1975. — Antibacterial substances in feces of silkworm larvae reared on mulberry leaves. *Chem. Abstr.* 83 : 158468.

JENSEN, S. R., LYSE-PETERSEN, S. E. & NIELSEN, B. J., 1978. — Novel bis-iridoid glucosides from Dipsacus sylvestris. *Phytochemistry* 18 : 273-277.

JENSEN, S. R. & NIELSEN, B. J., 1980. — Iridoid glucosides in Griselinia aralidium and Torricellia. *Phytochemistry* 19 : 2685-2688.

KALA, H., 1958. — Metabolism of coumarins in Solanaceae. *Planta Med.* 6 : 186-202.

KHALIL, A. M., ASHY, M. A., TAWFIK, N. I. & EL-TAWIL, B. A. H., 1979. — The constituents of various parts of the Melia azedarach plant. *Pharmazie* 34 : 106-108.

KHVOROST, P. P., 1980. — Flavonoids of Polygonum aviculare. *Khim. Prir. Soedin* 6 : 840.

KOMISSARENKO, N. F. & TEMIRBEKOV, O., 1975. — Coumarins from Heracleum lehmannianum roots. *Khim. Prir. Soedin* 11 : 250.

KOROSI, J., PAPP, E., SZENDREI, K., NOVAK, I., REISCH, J. & MINKER, E., 1975. — Isolation of quinolinone alkaloids and coumarins from Ptelea trifoliata. *Chem. Abstr.* 83 : 93836.

KOWALSKA, M., 1980. — Coumarin compounds and organic acids in needles of spruce (Picea excelsa Lam.) and fir (Abies alba Will.). *Chem. Abstr.* 93 : 201029.

KUBEL, W., 1866. — Coniferin, ein Glucosid aus dem cambialsafte der Nadelhölzer. *J. Prakt. Chem.* 97 : 243-246.

KUROYANAGI, M., SHIOTSU, M., EBIHARA, T., KAWAI, H. & UENO, A., 1987. — Chemical studies on Viburnum awabuki K. Koch. *Chem. Abstr.* 106 : 47199.

LEMMICH, J., HAVELUND, S. & THASTRUP, O., 1983. — Dihydroforocoumarin glucosides from Angelica. *Phytochemistry* 22 : 553-555.

LIMA, O. A. & POLONSKY, J., 1973. — Flavonoids constituents of Cephalanthus spathelliferus. *Phytochemistry* 12 : 913-916.

LU, R. & ZHANG, Y., 1982. — Chemical constituents of Diospyros siderophylla H. L. Li. *Chem. Abstr.* 97 : 88748.

MATSUBARA, Y., SAWABE, A., UENO, K., IIZUKA, Y. & OKAMOTO, K., 1988. — Structure and physiological activity of phenyl-propanoid glycosides of kinkan (Fortunella japonica), sudachi (Citrus sudachi), yuzu (C. junos), zabon (C. gradis) and unshiu (C. unshiu) peelings. *Chem. Abstr.* 108 : 128474.

MENZEL, D., KAZLAUSKAS, R. & REICHELT, J., 1983. — Coumarin in the siphonalean green algal family Dasycladaceae Kuetzing (Chlorophyceae). *Bot. Mar.* 26 : 23-29; *Chem. Abstr.* 98 : 140544.

OGAWA, M., ITO, A., TAKASE, Y., OGIHARA, Y. & HASHIMOTO, T., 1986. — Studies on the constituents of Ericaceous plants. *Shoyakugaku Zasshi* 40 : 393-396.

PARK, Y. H., KIM, Y. S. & CHO, B. H., 1984. — A study on the diuretic action of the buxuletin. *Chem. Abstr.* 100 : 167920.

PLOUVIER, V., 1948. — Sur l'étude biochimique comparée de quelques Oléacées. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 227 : 604-606.

PLOUVIER, V., 1951. — Sur l'étude biochimique comparée de quelques Caprifoliacées. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 234 : 1577-1579.

PLOUVIER, V., 1954. — Sur la composition hétérosidique de quelques Fraxinus (Oléacées). *C. r. Acad. Sci., Paris,* 238 : 1835-1837.

PLOUVIER, V., 1956. — Sur la présence d'aspéruloside chez les Escallonia et de dulcitol chez le Brexia madagascariensis Thou. (Saxifragacées). *C. r. Acad. Sci., Paris,* 242 : 1643-1645.

PLOUVIER, V., 1959. — Sur la recherche des acides quinique et shikimique chez quelques Gymnospermes. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 249 : 1563-1565.

PLOUVIER, V., 1960. — Sur quelques constituants des écorces de Prunus mahaleb L. (Rosacées). *C. r. Acad. Sci., Paris,* 250 : 594-596.

PLOUVIER, V., 1962. — Sur la recherche du syringoside dans quelques groupes botaniques. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 254 : 4196-4198.

PLOUVIER, V., 1970. — Recherche d'hétérosides coumariniques (fraxoside et isofraxoside) et flavoniques chez quelques Campanulacées et Caprifoliacées. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 270, sér. D : 1526-1528.

PLOUVIER, V., 1985. — Recherche et répartition du syringoside, du calycanthoside et d'hétérosides coumariniques voisins dans quelques groupes botaniques. *C. r. Acad. Sci., Paris,* 301, sér. III : 117-120.

PLOUVIER, V., 1987. — Recherche et répartition du syringoside, de la skimmine, d'hétérosides coumariniques voisins et du loganoside dans quelques groupes botaniques *C. r. Acad. Sci., Paris,* 305, sér. III : 183-186.

PLOUVIER, V. & FAVRE-BONVIN, J., 1971. — Les iridoïdes et séco-iridoïdes : répartition, structure, propriétés, biosynthèse. *Phytochemistry* 10 : 1697-1722.

POWER, F. B. & ROGERSON, H., 1912. — Chemical examination of Ipomoea and Scammony. *J. Chem. Soc.* 101 : 1-25, 398-412.

SAGAREISH ILI, T. G., ALANIYA, M. D. & KEMERTELIDZE, E. Q., 1980. — Phenol compounds of Leucanthemum vulgare. *Khim. Prir. Soedin* 4 : 567-568.

SHARMA, B. R., RATTAN, R. K. & SHARMA, P., 1980. — Anhydrorutaretin, a new furanocoumarin and other minor constituents of Apium leptophyllum seeds. *Phytochemistry* 19 : 1556-1557.

SHCHERBANOVS'KII, L. R., 1966. — Presence of coumarin derivatives in cherry and plum leaves. *Chem. Abstr.* 64 : 10089.

SHIH, C. L., 1981. — Study on chemical constituents in Acanthopanax senticosus Harms. *Chem. Abstr.* 95 : 192261.

SOOD, S., GUPTA, B. D. & BANERJEE, S. K., 1978. — Constituents of Skimmia laureola. *Planta Med.* 34 : 338-339.

STICHER, O. & LAHLOUB, M. F., 1982. — Phenolic glycosides of Paulownia tomentosa bark. *Planta Med.* 46 : 145-148.

SUZUKI, K., 1928. — Constituents of Polypodium hastatum Thunb. *J. Pharm. Soc. Japan* 48 : 712-716.

SVENDSEN, A. D., 1952 — The detection of natural coumarins in plants by paper chromatography. *Chem. Abstr.* 46 : 9255.

TEREZAWA, M., OKUYAMA, H. & MIYAKE, M., 1984. — Isolation of coniferin and syringin from the cambial tissue and inner bark of some angiospermous woods. *Chem. Abstr.* 101 : 153651.

THIEME, H. & WINKLER, H. J., 1969. — Occurrence of lignan glycosides in the genus Forsythia ; isolation of coniferin. *Pharmazie* 24 : 292-293.

TSUKAMOTO, H., HISADA, S., NISHIBE, S., ROUX, D.G. & ROURKE, J. P., 1984. — Coumarins from Olea africana and O. capensis. *Phytochemistry* 23 : 699-700.

URBAN, R., 1958. — Physiology of some flavonoids and hydroxycinnamic acids. *Planta* 52 : 47-64.

WANG, S., JI, L., YI, F., JIANG, S. & ZHOU, B., 1984. — Chemical constituents of Rhododendron capitatum Maxim. *Chem. Abstr.* 101 : 51712.

WIEFFERING, J. H. 1966. — Loganin in Mastixia. *Phytochemistry* 5 : 1053-1064.

XIANG, R. & XU, R., 1983. — Studies on chemical constituents of the root bark of Acanthopanax gracilistylus W. W. Smith. *Chem. Abstr.* 99 : 155275.

YANG, H. & WANG, S., 1982. — Studies on the chemical constituents of Rhododendron thymifolium Maxim. *Chem. Abstr.* 97 : 3532.

YASUE, M., KAWAMURA, N. & SAKAKIBARA, J., 1970. — Constituents of Evodiopanax innovans, isolation and structure. *Yakugaku Zasshi* 90 : 1113-1117.

ZIELINSKA-SOWICKA, R. & GUDEJ, J., 1973. — Chemical composition of Falcaria vulgaris herb. *Acta Pol. Pharm.* 30 : 553.

Achevé d'imprimer le 21 octobre 1989.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 28 juillet 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

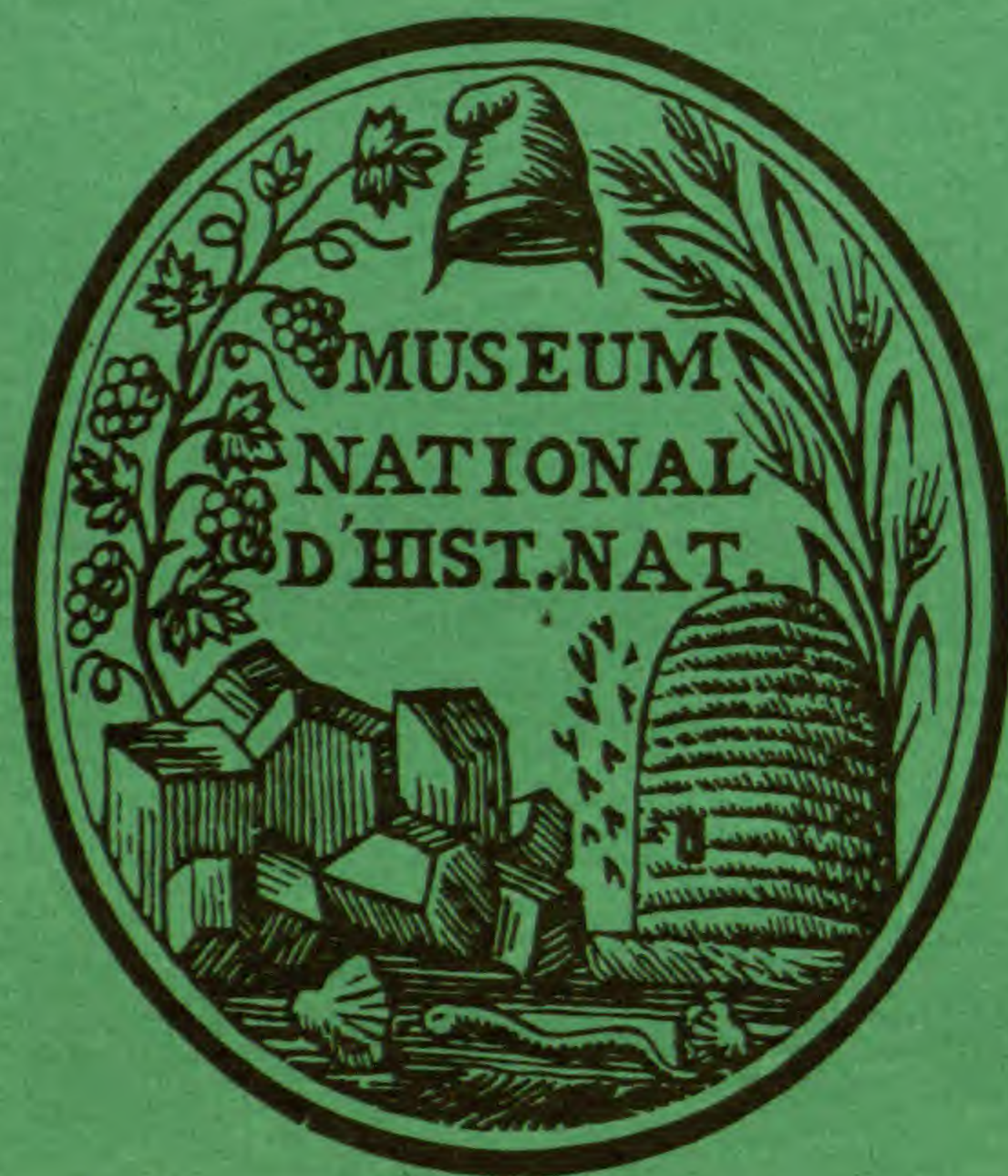
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 15 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4ᵉ SÉRIE T. 11 1989 N° 3

Juillet-Septembre 1989

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'Année 1989 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 11, 1989, section B, *ADANSONIA*, no 3.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

GOLDBLATT, P. — Systematics of Gladiolus L. (Iridaceae-Ixioideae) in Madagascar. 235

Systématique de Gladiolus L. (Iridaceae-Ixioideae) à Madagascar.

ROGSTAD, S. H. & LE THOMAS, A. — Pollen characters of the Polyalthia hypoleuca complex (Annonaceae) : their significance in establishing monophyly and candidate outgroups 257

Les caractères polliniques du complexe Polyalthia hypoleuca (Annonaceae) : signification phylogénique et affinités.

HANSEN, C. — New species of Pseudodissochaeta Nayar and Sonerila Roxb. (Melastomataceae) from Indo-china 279

Nouvelles espèces de Pseudodissochaeta Nayar et Sonerila Roxb. (Melastomataceae) d'Indochine.

THOMASSON, M. & THOMASSON, G. — Végétation et régénération naturelle en milieu xérique : exemple de l'île de Nosy-Ve (Sud-Ouest malgache) 287

Vegetation and natural regeneration in a xeric milieu : the case of Nosy-Ve (Southwestern Madagascar).

NOOTEBOOM, H. P. — Symplocaceae of New Caledonia 295

Les Symplocaceae de la Nouvelle-Calédonie.

EDOUARD, J.-A. & RAYNAL-ROQUES, A. — Le fruit des guis (Loranthaceae et Viscaceae) : utilité pour la taxonomie et mode de dissémination par les oiseaux. 307

The fruits of mistletoes (Loranthaceae and Viscaceae) : taxonomic utility, and mode of bird dispersal.

FERGUSON, D.K. — On Vietnamese Amentotaxus (Taxaceae) 315

Sur les Amentotaxus (Taxaceae) du Vietnam.

MISSOURI BOTANICAL
APR 13 1990
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia,* n° 3 : 235-255.

Systematics of *Gladiolus* L. (*Iridaceae-Ixioideae*) in Madagascar

P. Goldblatt

Summary : Eight species of *Gladiolus* L., an Afro-Eurasian genus of some 180 species, are native in Madagascar, five of which are described here. Four of the new species, *G. andringitrae, G. horombensis, G. decaryi* and *G. antandroyi* had previously been confused with *G. luteus*, an exclusively littoral species of the moist east coast of the island and of Réunion. *Gladiolus decaryi* and *G. antandroyi* are winter-spring blooming species of the semi-arid south coast; *G. andringitrae*, restricted to the Andringitra Massif, and *G. horombensis*, centred on the Horombe Plateau in the south central interior, flower in the summer. The fifth new species, *G. perrieri* is similar in vegetative features to the small-actinomorphic flowered *G. bojeri* but it has zygomorphic flowers and smaller capsules. These seven species appear to comprise a monophyletic lineage, endemic to Madagascar and Réunion. They seem only distantly related to the remaining *G. dalenii*, previously known in Madagascar as *G. garnieri* and thought to be endemic. Madagascan populations of *G. dalenii* fall within the range of variation of this widespread continental African species, hence the reduction here of *G. garnieri* to synonymy. The phylogeny of Madagascan *Gladiolus* is analyzed cladistically and original chromosome numbers are reported for six species.

Résumé : Huit espèces de *Gladiolus* L., genre Afro-Eurasien d'environ 180 espèces, sont originaires de Madagascar; cinq d'entre elles sont décrites ici. Quatre de ces nouvelles espèces (*G. andringitrae, G. horombensis, G. decaryi* et *G. antandroyi*) ont été auparavant confondues avec *G. luteus*, espèce exclusivement littorale de la côte est humide de l'île et de la Réunion. *Gladiolus decaryi* et *G. antandroyi* sont des espèces de la côte sud semi-aride qui fleurissent en hiver et au printemps; *G. andringitrae*, restreint au massif d'Andringitra, et *G. horombensis*, concentré sur le Plateau Horombe dans la région centrale du Sud, fleurissent en été. La cinquième espèce nouvelle, *G. perrieri*, est végétativement semblable à *G. bojeri* à petites fleurs actinomorphes, mais elle en diffère par des fleurs zygomorphes et des capsules plus petites. Ces sept espèces paraissent former une lignée monophylétique endémique de Madagascar et de la Réunion. Elles semblent seulement apparentées de loin à la huitième espèce, *G. dalenii*, connue auparavant à Madagascar sous le nom de *G. garnieri* et considérée endémique. Les populations malgaches de *G. dalenii* se situent dans les limites de variation de cette espèce très répandue d'Afrique continentale, d'où la mise en synonymie ici de *G. garnieri*. La phylogénie des *Gladiolus* malgaches a fait l'objet d'une analyse cladistique et des nombres chromosomiques sont rapportés pour six espèces.

Peter Goldblatt, B. A. Krukoff Curator of African Botany, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166, USA; and Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

There are four genera of *Iridaceae* in Madagascar. *Aristea*, with 6 species, all endemic, is shared with sub-Saharan Africa. *Gladiolus*, widespread in Africa and Eurasia, has eight

species, all but one endemic. One species, originally assigned to the exclusively Cape *Geissorhiza*, probably belongs in *Crocosmia* (GOLDBLATT & MANNING, in press). A fourth genus, *Geosiris*, sometimes referred to *Burmanniaceae*, or treated as the sole member of *Geosiridaceae*, is monotypic. It is now considered to be a member of *Iridaceae* subfamily *Nivenioideae* close to *Aristea* (GOLDBLATT et al., 1987; GOLDBLATT, in press).

Until recently there were believed to be only two species of *Gladiolus* in Madagascar (PERRIER, 1946), the fairly widespread, large, scarlet-flowered *G. garnieri* Klatt and the largely east coastal, small yellow-flowered *G. luteus* Lamarck. However, in the course of revisionary studies of *Geissorhiza* (GOLDBLATT, 1982, 1985), a genus closely allied to *Gladiolus*, it became clear that the two species of *Geissorhiza* recognized in Madagascar (PERRIER, 1946) did not belong in the genus (GOLDBLATT, 1982). *Geissorhiza bojeri* could be readily accommodated in *Gladiolus*, with which it shares characteristic winged seeds and membranous to fibrous corm tunics. It stands out in *Gladiolus* mainly in its small, unusually short-tubed, actinomorphic flower and long slender capsule. The second species assigned to *Geissorhiza*, *G. ambongensis* is still poorly known but probably belongs in *Crocosmia*.

Critical examination of specimens included in *Gladiolus luteus* by PERRIER and the substantial collections of *Gladiolus* made since PERRIER's Flora treatment was published, combined with studies of live plants in the field and greenhouse, has made it clear that *G. luteus sensu* PERRIER is heterogeneous. It comprises at least five species. The four hitherto included in *G. luteus* are described here. The name *G. luteus*, typified by a collection made by Philibert COMMERSON on the east coast of Madagascar, probably near Tamatave, must be applied to a distinctive strand species that grows on sandy or stony beaches close to be high water mark. It can be recognized by its relatively small flowers with a short perianth tube, 5-7 mm long, emerging from between the floral bracts, large capsules 10-16(-22) mm long, and corms with unusual red-brown firm tunics surrounded by numerous basal cormlets. It is restricted to the east coast between Maroantsetra in the north and Mananjary in the south, and also occurs on Réunion (MARAIS, 1978) where it was described as *G. frappieri* by DE CORDEMOY (1895).

In southeastern Madagascar a second yellow-flowered species, here described as *Gladiolus decaryi*, occurs on the coastal plain and a short distance into the interior. It has a perianth tube 15-20 mm long, much exceeding the bracts; short capsules, 5-9 mm long; and fibrous reticulate corm tunics. It is common in the Tolanaro (Fort Dauphin) area. In extreme southern Madagascar, around Tanjona Vohimena (Cap Ste Marie), there is another long-tubed species, *G. antandroyi*, which has large flowers, a tube 20-30 mm long, capsules 11-14 mm long and corms with fibrous tunics similar to those of *G. decaryi*. It is recorded as growing in limestome outcrops.

A fourth yellow-flowered species, *Gladiolus andringitrae*, occurs in the Andringitra Massif of southeastern Madagascar. It also has corms with fibrous tunics, but is otherwise similar to *G. luteus* in having a short perianth tube emerging between the herbaceous bracts and large capsules. On the interior plateau a fifth yellow-flowered species, *G. horombensis*, has short capsules and bracts and resembles most closely *G. decaryi* but has a shorter perianth tube than the latter. *Gladiolus horombensis* blooms in the late summer whereas *G. decaryi* flowers in the winter and spring.

New collections made in the past 20 years have also yielded evidence that the small-flowered *Gladiolus bojeri* is heterogeneous and this has now been confirmed by field study. The

type, and most collections so named in herbaria represent an actinomorphic-flowered plant with drooping, 1-3-flowered spikes and long slender capsules. However, the few collections of plants with straight spikes, often with 3-6 flowers and short capsules represent another species, here named *G. perrieri*. Live material and photographs show that it has zygomorphic flowers, the lower tepals of which often have purple nectar guides.

The last Madagascan *Gladiolus, G. garnieri*, however, is not closely related to the above seven species, but to a complex of large-flowered African species. Moreover, it can barely be distinguished, if at all, from the polymorphic tropical African *G. dalenii* and it seems best to include it in the latter.

NOTABLE FEATURES OF MADAGASCAN *GLADIOLUS* AND A HYPOTHETICAL PHYLOGENY

Gladiolus is a member of the Old World and predominantly African subfamily *Ixioideae* which is defined by a basal rooting corm and sessile flowers subtended by a pair of opposed bracts and usually arranged in a spike (GOLDBLATT, 1979). The flowers of *Ixioideae* have a well-developed perianth tube, are frequently medianly zygomorphic, and have septal nectaries. Within the subfamily, *Gladiolus* is distinguished from related genera by a secund spike, large herbaceous bracts, simple style branches with terminally expanded apices, inflated, coriaceous capsules and seeds with a broad circumferential wing. The genus comprises over 180 species, but despite its size, the species do not fall into easily defined groupings. Four informal groups based on the number of foliage leaves were recognized by LEWIS et al. in a revision of the genus in southern Africa (LEWIS et al., 1972), the centre of diversity for *Gladiolus* and where more than half the species occur. In this artificial system, the Madagascan species fall in the *Paucifoliatae*, having 2-5 foliage leaves. Except for *G. dalenii*, which occurs throughout tropical Africa, and belongs to a complex of species with similar large flowers, the Madagascan species appear to comprise a monophyletic lineage, and have no readily identifiable relatives in Africa. They have relatively small flowers and a yellow perianth, a colour that is unusual in the genus. The fibrous and reticulate nature of the corm tunics, shared by all the yellow-flowered species except *G. luteus*, is probably a specialized feature. Most species of *Gladiolus* have membranous to coriaceous tunics. A hypothetical phylogeny of *Gladiolus* in Madagascar is presented in the form of a cladogram (Fig. 1) which was constructed manually after methods outlined by WILEY (1981). Characters used in the cladogram are listed in Table 1, in which the following discussion is summarized. Polarization of primitive (plesiomorphic) and derived (apomorphic) states was determined by outgroup comparison (WILEY, 1981) with other species of *Gladiolus* and by using widely accepted trends of specialization in *Iridaceae*.

Unusually large or small features are considered specialized from an intermediate state. The seven yellow-flowered endemic Madagascan species of *Gladiolus* appear to be united by their specialized yellow flower colour and fibrous corm tunics. They form of a well-defined lineage in *Gladiolus* within which the unusually small capsules, generally less than 14 mm long, of *G. decaryi, G. antandroyi, G. bojeri, G. perrieri* and *G. horombensis* appear to separate these species as a clade. The particularly long perianth tubes of the two former species suggest that they are an allied species pair. The tiny flowers of *G. perrieri* and *G. bojeri* with tepals 10-15 mm long represent a specialization uniting these two slender and easily confused species.

TABLE 1 : Characters used in the cladogram (Fig. 1) with the derived (apomorphic) condition listed first followed by the presumed ancestral (plesiomorphic) condition.

1. corm tunics fibrous — corm tunics firm-membranous to subfibrous
2. corm tunics more or less corky — corm tunics fibrous
3. flowers yellow — flowers blue-purple
4. capsules small, usually less than 14 mm long — capsules large, usually at least 14 mm long
5. capsules slender and elongate — capsules small
6. bracts large, usually exceeding 20 mm — bracts moderate to small, less than 20 mm long
7. bracts small (less than 12 mm long) — bracts of moderate size (12-20 mm long)
8. flowers small (tepals less than 15 mm long) — flowers of average size (tepals more than 16 mm long)
9. flowers few (usually less than 6 per spike) — flowers usually more than 5 per spike
10. spike drooping — spike erect
11. perianth tube at least as long as the bracts — tube much shorter than the bracts
12. perianth tube much exceeding the bracts — tube shortly exceeding the bracts
13. upper tepal erect — upper tepal hooded
14. tepals ± clawed (narrow at base) — tepals not clawed
15. flower actinomorphic — flower zygomorphic
16. numerous cormlets produced — few or no cormlets produced

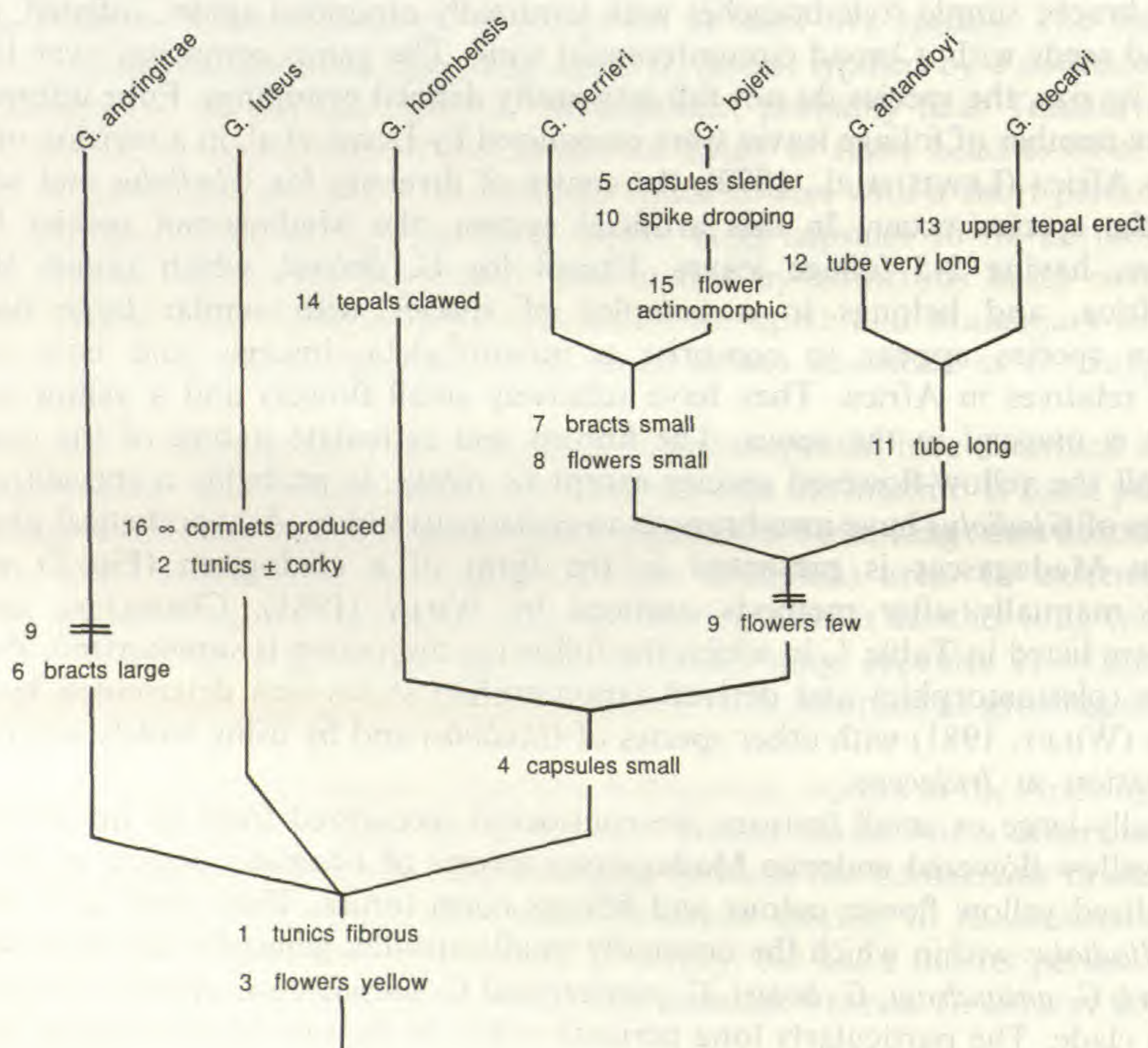


Fig. 1. — Cladogram of the yellow-flowered Madagascan species of **Gladiolus** based on the characters listed in Table 1.

The unique elongated capsules of *G. bojeri*, its actinomorphic flower, and drooping spike are clearly specialized features for this very distinct species. *Gladiolus luteus* should probably considered specialized in its coriaceous, almost corky corm tunics and the production of numerous cormlets with thick corky tunics, presumably adapted for water dispersal (see discussion under the species). A major apomorphic character in *G. andringitrae* appears to be its long leafy bracts while *G. horombensis* has specialized, more or less clawed tepals, so narrow at the base that the perianth is windowed in side view. A somewhat weak and variable character, a spike of few flowers (usually less than 5 except in robust individuals), unites four species in one clade (Fig. 1). This character also occurs in *G. andringitrae* where I consider it convergent.

CHROMOSOME CYTOLOGY

Chromosome number was established for six Madagascan species of *Gladiolus*. Counts were obtained from mitosis in root tips of germinating seeds. The cytological methods employed are described elsewhere (Goldblatt, 1979). *Gladiolus luteus*, *G. andringitrae* and *G. horobensis* have $2n = 30$, a number matching the basic diploid number for the genus (Goldblatt, 1971) while *G. decaryi* has $2n = 30 + 0\text{-}2B$. *Gladiolus bojeri* also has $2n = 30$, further confirming its transfer from *Geissorhiza* (Goldblatt, 1982), the base number of which is $x = 13$. Three separate populations of *G. dalenii* also have $2n = 30$, and in Madagascar the species is evidently diploid in contrast to tropical and southern Africa where it is polyploid with $2n = 60$ and 90. The Madagascan species of *Gladiolus* thus correspond cytologically with the rest of the genus.

SYSTEMATICS

Key to the Species

1. Perianth large, orange to red with yellow markings on the lower tepals (sometimes entirely yellow); upper tepal largest, 30-45 cm long and hooded .... 8. *G. dalenii*

1′. Flowers medium to small, shades of cream to yellow, occ. flushed or marked purple, red or pink on the lower tepals; upper tepal prominent, 8-22 mm long, either longer or shorter than the lower, hooded or erect, or flower actinomorphic with equal tepals.

  2. Flowers with a perianth tube less than 10 mm long, emerging between the bracts.

    3. Tepals 12-22 mm long; bracts 12-40 mm long.

      4. Corms with many basal cormlets; tunics red-brown, membranous; occurring along the east coast on the sea shore .... 2. *G. luteus*

      4′. Corms with 0-2 basal cormlets; tunic fibrous and reticulate; occurring in the south-central interior.

        5. Bracts 12-18(-22) mm long; capsules 7-12(-20) mm long .... 3. *G. horombensis*

        5′. Bracts (20-)25-40 mm long; capsules 14-17 mm long .... 1. *G. andringitrae*

    3′. Tepals 8-12(-14) mm long; bracts 8-10(-12) mm long.

      6. Perianth actinomorphic, drooping at anthesis; capsules ± cylindrical, 12-20 mm long. .... 7. *G. bojeri*

      6′. Perianth zygomorphic, facing to the side at anthesis; capsules ovoid, 8-10 mm long. .... 6. *G. perrieri*

  2′. Flowers with the perianth tube 15-30 mm long, erect and reaching or exceeding the apex of the bracts.

    7. Tube 20-30 mm long; capsules 11-14 mm long; bracts green or flushed brownish above. .... 5. *G. antandroyi*

    7′. Tube 14-20 mm long; capsules 5-9 mm long; bracts reddish-brown and membranous at least above .... 4. *G. decaryi*

1. **Gladiolus andringitrae** Goldbl., *sp. nov.* — Fig. 2, *1.*

Plantae 15-25 cm altae, tunicis cormi fibrosis, foliis 4-6, spicis 3-6 florum, bracteis (20-)25-35(-40) mm longis, floribus luteis, tubo perianthii ca. 8 mm longo, tepalis inaequalibus, 18-20 mm longis, capsulis 14-17 mm longis.

TYPE : *Perrier 14483*, Madagascar, Fianarantsoa, Massif d'Andringitra, 2000-2400 m, 2.1922 (holo-, P ; iso-, P).

Plants 15-25 cm high. *Corms* 8-10 mm in diam., tunics of pale straw-coloured, reticulate fibres. *Leaves* 4-5(-6), at least the lower 3 basal, linear to narrowly lanceolate, 2-4 mm wide, about as long as the spike, upper leaves inserted on the stem, shorter than the lower. *Stem* unbranched. *Spike* 3-6 flowered ; *bracts* herbaceous, (20-)25-35(-40) mm long, the inner 3-10 mm shorter than the outer. *Flowers* lemon yellow, the lower lateral tepals each with small red-brown marginal markings near the base ; *perianth tube* ca. 8 mm long, the apex exserted from the lower half of the bracts ; *tepals* 18-20 mm long, unequal, the upper widest and arching over the stamens, the upper lateral tepals flaring outwards from just above the base, the lower three tepals longer than the uppermost by 3-5 mm, directed downwards at 45°, narrowed below into claws. *Filaments* 6-7 mm long, inserted at the base of the wider upper part of the tube, reaching to the mouth of the tube, unilateral and arcuate ; *anthers* 3.8-4 mm long, pale red-brown. *Ovary* ca. 4 mm long, style arched over the stamens, dividing near mid-anther level, branches ca. 2 mm long. *Capsule* 14-17 mm long, ellipsoid ; *seeds* including the wing 5-6 × 2.5-3.5 mm, yellow-brown. *Chromosome number* $2n = 30$.

Flowering time : February to April.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : Perhaps most easily confused with the east coast strand species, *Gladiolus luteus*, which has similar flowers and comparably large capsules, *G. andringitrae* can be distinguished by a consistently unbranched stem, unusually long floral bracts, 20-40 mm long, and particularly by its small corms with fibrous reticulate tunics and without the many small basal cormlets so characteristic of *G. luteus*.

DISTRIBUTION AND HABITAT : Known only from the Andringitra Massif of southeastern Madagascar (Fig. 3, *1*), *Gladiolus andringitrae* is apparently restricted to high elevations. It has been recorded from rocky situations between 2000 and 2400 m, including Boby, the highest peak in the range.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Fianarantsoa : *Goldblatt & Schatz 8974*, Andringitra, path to Pic Boby, on rock outcrops near the base of the main cliffs, 3.1989, fl. & fr. (MO, TAN) ; *Homolle 1189*, Pic Boby (Massif d'Andringitra), 20.3. (P) ; *Perrier 13655*, Andringitra, 2400 m, 4.1921 (P) ; *14483*, Massif d'Andringitra, 2000-2400 m, 2.1922 (P).

2. **Gladiolus luteus** Lamarck. — Fig. 2, *2.*

Encycl. 2 : 725 (1788) ; PERRIER, Flore de Madagascar, 45ᵉ fam., Iridacées : 16-17 (1946), *pro parte* ; MARAIS, Flore Mascareignes, fam. 177 : 12-14 (1978).

— *Gladiolus frappieri* J. HERM. ex DE CORDEMOY, Flore Réunion : 162 (1895). TYPE : La Réunion, St. Joseph (holo-, MARS-Herb. Cordemoy, not seen).

— *Gladiolus arenarius* THOUARS *mss.*

TYPE : *Commerson s.n.*, Madagascar, without precise locality (holo-, P-JU).



Fig. 2. — Morphology of **Gladiolus andringitrae** (1) and **G. luteus** (2). Habits, fruiting spike and corms × 0.5; single flower of **G. andringitrae** × 2; seeds × 1. (Del. J. C. MANNING).

Plants (12-)20-45 cm high. *Corms* 10-15 mm in diam. with several to many basal cormlets 5-7 mm long, 3 mm wide, tunics red-brown, membranous, breaking irregularly, the cormlets with somewhat corky rugose tunics. *Leaves* about 5, lower basal, the upper 1-2 cauline, the lowermost longest and slightly exceeding the stem, the upper progressively shorter, narrowly lanceolate to linear, 2-4 mm wide, margins and midrib distinct, hyaline. *Stem* more or less erect, sometimes with 1 short branch. *Spike* 5-9 flowered; *bracts* 12-18 mm long, herbaceous, inner 3-4 mm shorter than the outer. *Flower* yellow; *perianth tube* 5-7 mm long, emerging below the apex of the bracts; *tepals* lanceolate, unequal, upper 12-15 mm long, to 7 mm wide, hooded and arching over the stamens, lower tepals extending horizontally, 14-18 mm long.

Filaments unilateral and arching under the upper tepal; *anthers* 5-7 mm long. *Ovary* globose, ca. 2.5 mm long, style arched above the filaments, dividing near the anther apex, branches ca. 1 mm long, apically expanded. *Capsule* nearly globose to ellipsoid, (10-)14-16(-22) mm long; *seeds* including wing 5-7 × 3.5-5 mm. *Chromosome number* $2n = 30$.

Flowering time : August to November, rarely until December.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : The first of the *Gladiolus* species of Madagascar to be discovered, the strand species *G. luteus* has included until now all of the yellow-flowered species (PERRIER, 1946) from the island except the tiny-flowered *G. bojeri* and *G. perrieri*. There is no doubt that it has been too broadly circumscribed and it is easily distinguished from all other Madagascan species of *Gladiolus* by its membranous, red-brown corm tunics and the many tiny cormlets clustered around the base. The cormlets have a corky tunic and float in water, and corms of *G. luteus* are probably distributed relatively long distances by ocean currents whereas the seeds are likely to be dispersed only locally. The flowers of *G. luteus* are of moderate size and have short perianth tube, shorter than the bracts, and the capsules are relatively large, 10-22 mm long. The other yellow-flowered Madagascan *Gladiolus* species have fibrous corm tunics and produce few or no basal cormlets. The two south coast species, *G. decaryi* and *G. antandroyi*, are distinguished in addition by the longer tubed flowers, the tube exceeding the bracts, and the short, somewhat truncate capsules seldom exceeding 12 mm in length.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Gladiolus luteus* is restricted to the east coast of Madagascar where it extends from Maraontsetra in the north to Mananjary in the south (Fig. 3, *1*). It grows close to the shore, only a few metres above the high water line, either in deep sand or sometimes in rocky situations. It also occurs naturally on Réunion (MARAIS, 1978) where it is found in rocky sites on the south coast and is relatively common in the St. Joseph area. It seems reasonable to assume that the founders of the Réunion populations reached there by water, the small buoyant cormlets being carried there by ocean currents from Madagascar.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Tamatave : *Afzelius s.n.*, Tamatave, sandy beach, 2.11.1912 (K); *Baron 6763*, east coast, 8.10. (K); *Boiteau 4092*, Tamatave, 11.1938, fr. (P); *Boivin 6763*, Ile Ste Marie, 1.1849 (K, P); *Bosser & Descoings 189*, Fenerive, dune côtière, 11.1954 (TAN); *Cours 2888*, Ambilo-Lemaitso, dunes bord de mer, 8.10.1946 (K, MO, P, TAN); *Dorr 4475*, beach ca. 5 km S of Ambilo-Lemaitso, 11.12.1985, fr. (MO, P); *Dorr & Barnett 3307*, Foulpointe, plage, 7.12.1984, fl., fr. (K, MO); *4452*, Foulpointe, beach, 6.12.1985, fl., fr. (K, MO, P); *Lam & Meeuse 5560*, Soanierana, sea coast, 30.11.1937, fl., fr. (K, P); *Perrier 8370*, Maroansetra, sables marins, 8.1912 (P); *14108*, Vatomandry, sables littoraux, 9.1921 (K, P); *18298*, Ambilo, bord de la mer, 10.1927 (K, MO, P, TAN); *Rakotozafy 2047*, Foulpointe, sable, bord de la mer, 4.1986 (TAN); *Schlieben 8001*, Tamatave, 2 m, 15.11.1959 (BM, HBG, K, MO, TAN); *Viguier & Humbert 2002*, Andovoranto, 13.12.1912 (P). Fianarantsoa : *Cours 424*, Mananjary, 5.12.1950 (TAN); *Decary 13710*, Mananjary, 21.11.1938, fl., fr. (P). — RÉUNION : St. Joseph, *Cadet s.n.* (STCR). — Without precise locality : Madagascar : *Commerson s.n.*, s.d. (P-JU); *du Petit Thouars s.n.*, "*Gladiolus arenarius*", *s.loc.*, s.d. (P).

3. **Gladiolus horombensis** Goldbl., *sp. nov.* — Fig. 4, *1*.

Plantae 25-50 cm altae, tunicis cormi fibrosis, foliis 3-5, spicis 4-10 florum, bracteis 12-18(-22) mm longis, floribus luteis, tubo perianthii 8-11 mm longo, tepalis inaequalibus, 18-26 mm longis, capsulis 7-9 mm longis.

TYPE : *Goldblatt & Schatz 8989*, Madagascar, Fianarantsoa, Horombe Plateau, 14 km by road SW of Ihosy, rock outcrop west of transmitter tower, 1140 m, 26.4.1989 (holo-, P; iso-, K, MO, NBG, PRE, TAN).

Plants 25-50 cm high. *Corms* 12-20 mm in diam., tunics of pale straw-coloured, medium to fine reticulate fibres. *Leaves* 3-5, at least the lower 2-3 basal, linear, 2.5-5(-6.5) mm wide, about as long as the spike, firm with slightly thickened margins (rarely soft-textured), upper leaves cauline and often becoming bract-like above. *Stem* simple or 1-2 branched. *Spike* 4-10 flowered ; *bracts* herbaceous, 12-18(-22) mm long, the inner about two-thirds to nearly as long as the outer. *Flowers* bright yellow fading to greenish in the tube, the lower lateral tepals with faint light brown transverse markings across the midline, intensifying after the style arms

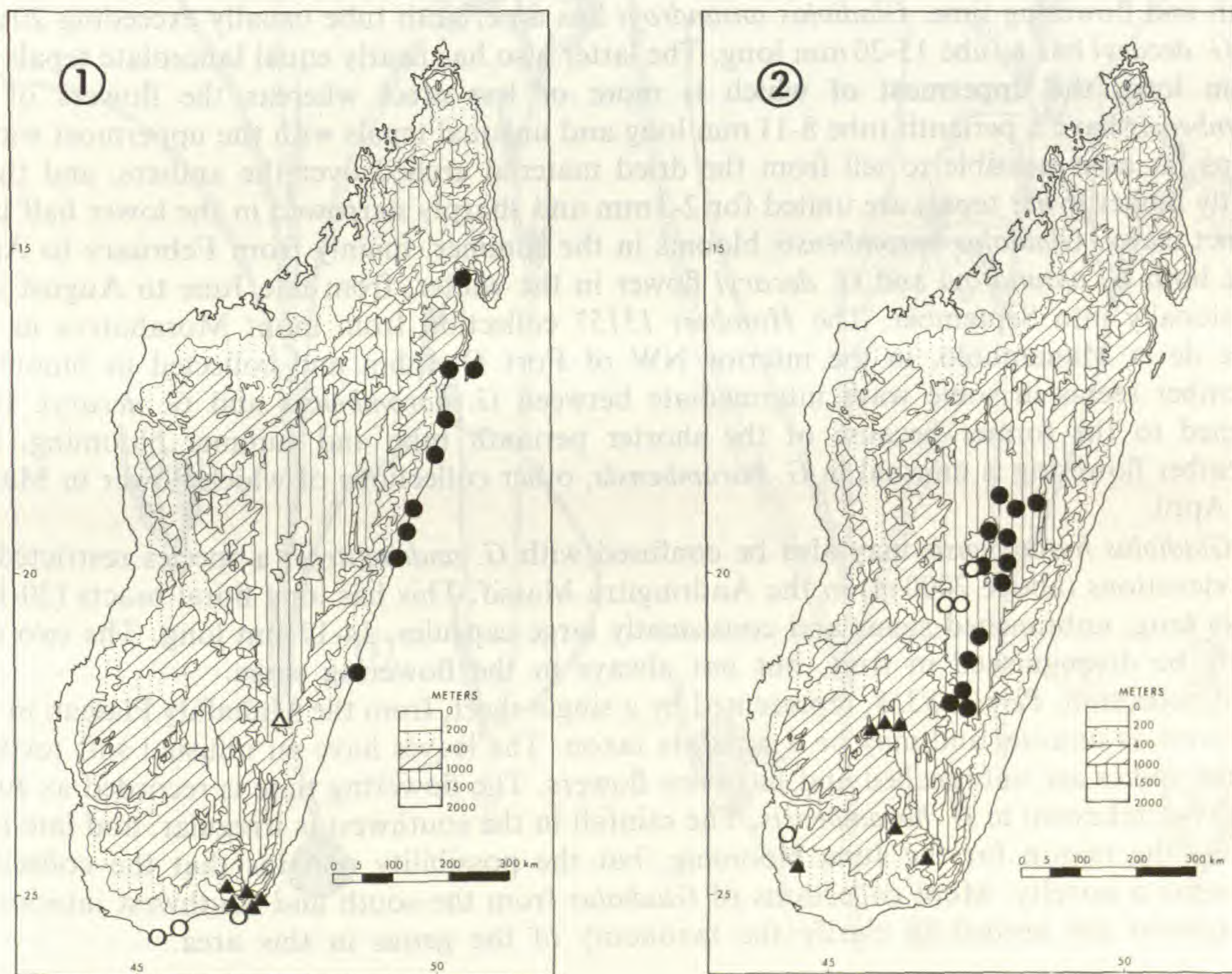


Fig. 3. — **1**, distribution of *Gladiolus andringitrae* (△), *G. luteus* (●) (Réunion not included), *G. decaryi* (▲) and *G. antandroyi* (○); **2**, distribution of *G. horombensis* (▲), *G. perrieri* (○) and *G. bojeri* (●).

unfold; *perianth tube* 8-10 mm long, cylindric below, expanded and curving outwards in the upper 3 mm, the apex exserted from the lower third of the bracts; *tepals* 18-26 mm long, unequal, the upper widest and arching over the stamens, ca. 9 mm wide, narrow at the base and the perianth thus windowed in side view, upper lateral tepals directed forwards and curving outwards in the upper third, the lower three tepals slightly shorter than the uppermost, united below for 3-5 mm, ca. 6 mm wide, narrowed below into claws. *Filaments* 9-12 mm long, inserted at the base of the wider upper part of the tube, unilateral and arcuate, exserted from the tube for 8-10 mm; *anthers* 5-7 mm long, brown with pale green apices. *Ovary* 2-2.5 mm long, style arched over the stamens, white, dividing between the middle and apex of the anthers, branches ca. 2 mm long, usually curving outwards beyond the anthers. *Capsule* (inadequately known) 7-9 mm long, obovoid; *seeds* unknown. *Chromosome number* $2n = 30$.

Flowering time : (December) March to April (rarely until June).

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : *Gladiolus horombensis* appears to be closely allied to the south coast species, *G. decaryi* and *G. antandroyi*, with which it shares a similar small capsule, 6-9 mm long in the two specimens known in the early fruiting stage, fibrous corm tunics and relatively short floral bracts. It can usually be distinguished by the differences in perianth tube length and flowering time. *Gladiolus antandroyi* has a perianth tube usually exceeding 20 mm and *G. decaryi* has a tube 15-20 mm long. The latter also has nearly equal lanceolate tepals 18-20 mm long, the uppermost of which is more or less erect whereas the flowers of *G. horombensis* have a perianth tube 8-11 mm long and unequal tepals with the uppermost widest and as far as is possible to tell from the dried material arched over the anthers, and the 3 slightly longer lower tepals are united for 2-3 mm and sharply narrowed in the lower half into distinct claws. *Gladiolus horombensis* blooms in the summer, mainly from February to April while both *G. antandroyi* and *G. decaryi* flower in the winter, from late June to August and occasionally into September. The *Humbert 13157* collection from mont Morahariva in the vallée de la Manambolo, in the interior NW of Fort Dauphin and collected in bloom in December seems in some ways intermediate between *G. horombensis* and *G. decaryi*. It is assigned to the former because of the shorter perianth tube and summer blooming, but December flowering is unusual in *G. horombensis*, other collections of which flower in March and April.

Gladiolus horombensis may also be confused with *G. andringitrae*, a species restricted to high elevations (above 2000 m) in the Andringitra Massif. This has long floral bracts (20-)25-40 mm long, unbranched stems and consistently large capsules, 14-17 mm long. The two can readily be distinguished in fruit, but not always in the flowering stage.

A collection, *Perrier 8358*, represented by a single sheet, from the Mahafaly Plateau in the southwest, is unusual and may be a separate taxon. The leaves have an unusual soft texture, and the spikes are unbranched and have few flowers. The flowering time is recorded as June, otherwise unknown in *G. horombensis*. The rainfall in the southwest is irregular, and late rain may be the reason for the June blooming, but the possibility remains that the collection represents a novelty. More collections of *Gladiolus* from the south and southwest interior of Madagascar are needed to clarify the taxonomy of the genus in this area.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Gladiolus horombensis* is centred in the Horombe Plateau in south-central interior Madagascar (Fig. 3, *2*), where it extends from Ihosy to the Isalo Massif.

There are scattered collections from further south while the single gathering from the Plateau Mahafaly, if correctly placed in this species, represents a significant extension to the west.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Fianarantsoa : *Cours 6430*, Ampandrandava, s.d. (MO, TAN) ; *Jacquemin H310J*, Isalo, Pl. de Horombe, 18.4.1967 (P) ; *Mabberley 927*, SW of Ihosy, 950-1000 m, 12.4.1971 (K) ; *Morat 2064*, Horombe, 2.1965 (MO, TAN) ; *Peltier & Montagnac 3018*, Isalo, 12.4.1961 (P) ; *Peltier & Peltier 5508*, Isalo, 16.4.1965 (P) ; *Seyrig 650*, env. d'Ampandrandava, entre Bekily et Tsivory, 1200 m, 4.1943 (P). Tulear : *Humbert 13157*, mont Morahariva, vallée de la Manambolo, aux environs d'Isomonony, 1200 m, 12.1933 (P) ; *Perrier 8358*, Plateau Mahafaly, près d'Itampolo, 6.1908 (P) ; *Poisson 505*, entre Andranohinaly et Miary, 16.4.1922 (P).



Fig. 4. — Morphology of **Gladiolus horombensis (1)** and **G. decaryi (2)**. Habits and corms × 0.5 ; capsules full size ; seed × 2. (Del. J. C. MANNING).

4. **Gladiolus decaryi** Goldbl., *sp. nov.* — Fig. 4, *2.*

Plantae 15-30 cm altae, tunicis cormi fibrosis, foliis 2-4, spicis 3-5 florum, bracteis 11-15 mm longis, floribus luteis, tubo perianthii 15-20 mm longo bracteas excedente, tepalis inaequalibus, 18-23 mm longis, capsulis 5-9 mm longis.

TYPE : *Decary 10282*, Madagascar, sable, Vinanibe, près de Fort Dauphin, 8.14.1932 (holo-, P; iso-, BM, K).

Plants 15-30 cm high. *Corms* 8-15 mm in diam., tunics of pale reticulate fibres, the inner layers membranous. *Leaves* 2-4, the lower 2-3 largest and basal, half as long to as long as the stem, uppermost leaf cauline and shorter, more or less linear, 1.5-3 mm wide, sometimes flaccid and more or less falcate. *Stem* erect, usually with 1-2 short branches. *Spike* 3-5 flowered, lateral spike 1-3 flowered; *bracts* 11-15 mm long, inner slightly shorter to as long as the outer, membranous and pale, becoming dry and light brown from the apex. *Flower* deep yellow, lightly speckled or lined with red towards the base of the lower tepals; *perianth tube* 15-20 mm long, cylindric and straight below for 14-17 mm, ca. 1 mm wide, expanded in the upper 2-3 mm and curving outwards, extending beyond the bracts; *tepals* unequal, lanceolate, the upper largest, erect and held apart from the other tepals, 18-20 mm long, 8-9 mm wide, lower 3 tepals united for 1.5-3 mm, narrow and grooved below, 20-23 mm long, nearly horizontal, 5-6 mm at the widest point. *Filaments* ca. 7 mm long, unilateral and arcuate; *anthers* 4-6 mm long, bluish, pollen orange. *Ovary* ca. 3 mm long, style arched behind the filaments, branching between the middle and apex of the anthers, branches to 3 mm long, recurved, sometimes tangled in the anthers, rarely expanded above. *Capsule* subglobose, 5-9 mm long; *seeds* including wing 3-4 × 2 mm. *Chromosome number* $2n = 30 + 0\text{-}2B$.

Flowering time : June to early September.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : The large bright yellow, and long-tubed flowers of *Gladiolus decaryi* are its most striking feature. The flower is unusual among the Madagascan species of the genus in having more or less subequal tepals the uppermost of which is upright, and in lacking the usual contrastingly coloured nectar guides on the lower tepals. *Gladiolus decaryi* stands between *G. horombensis* and *G. antandroyi*, having the small capsules of these two species, and a perianth tube intermediate in length between them. The perianth tube of *G. decaryi* is about as long as the bracts or slightly longer whereas the tube of *G. antandroyi* is usually 5-7 mm longer than the bracts.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Gladiolus decaryi* occurs in the southeast of Madagascar (Fig. 3, *1*), where it is restricted to the Tolanaro (Fort Dauphin) district. Recorded habitats include dry prairie, rock outcrops, quartzitic sands, dunes and clearings in littoral forest.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Tuléar : *Catat 4314*, env. de Fort Dauphin, s.d. (P); *Decary 2854*, Lac Anongy, distr. Ambovombe, 11.6.1924 (P); *3160*, Behara, distr. Ambovombe, 3.9.1924 (P); *10001*, rocailles gneissiques, Fort Dauphin, 4.7.1932 (P); *10054*, Pic St. Louis, 3-400 m, Fort Dauphin, 10.7.1932 (P); *10071*, brousse sèche, Ivoro, Fort Dauphin, 11.7.1932 (P); *10153*, sable de quartzite, vallée d'Isaka, distr. Fort Dauphin, 27.6.1932 (P); *10282*, sable, Vinanibe, près de Fort Dauphin, 14.8.1932 (BM, K, P); *10522*, prairie sèche, Evondro, Fort Dauphin, 4.9.1932 (P, PRE); *Morat 1313*, baie d'Italy, Fort Dauphin, 7.1965 (MO, TAN); *Paroisse 43*, plaines sablonneuses, env. de Fort Dauphin, 1897 (P);

Pernet 27, dunes around Fort Dauphin, s.d. (MO, TAN); *Puff 800803-1/5*, sandy soil in openings in coastal dune forest around Fort Dauphin, 3.8.1980 (MO, TAN); *Ramarokoto 2110RN*, Isimailahy, Ranopiso, Fort Dauphin, 8.8.1950 (MO, P, TAN).

5. **Gladiolus antandroyi** Goldbl., *sp. nov.*

Plantae (15-)25-50 cm altae, tunicis cormi fibrosis, foliis 3-5, spicis (2-)4-8 florum, bracteis 15-23 mm longis, florivus luteis, tubo perianthii 20-30 mm longo, tepalis inaequalibus 20-25 mm longis, capsulis 11-14 mm longis.

TYPE : *Humbert & Capuron 29286*, Madagascar, Cap Sainte-Marie, extrême sud (holo-, P; iso-, K, MO, TAN).

Plants (15-)25-50 cm high. *Corms* 12-14 mm in diam., tunics of pale, netted, somewhat clawed fibres. *Leaves* 4-6, the lower 2-3 basal, about as long as the stem, the upper cauline and shorter, narrowly lanceolate, (3-)5-12 mm wide, soft-textured, the margins and midrib lightly thickened. *Stem* erect, with 1-2 branches, occasionally simple. *Spike* (2-)4-8 flowered; *bracts* 15-23 mm long, herbaceous, flushed reddish above, the inner nearly as long to 2 mm shorter than the outer. *Flower* yellow; *perianth tube* (15-)20-30 mm long, usually well exserted from the bracts, cylindric below, expanded in the upper 2-3 mm and curved outwards; *tepals* lanceolate, unequal, the upper arched over the stamens, 20-22 mm long, the lower 3 horizontal, 23-25 mm long, united for 3 mm. *Filaments* unilateral and arcuate, ca. 10 mm long; *anthers* 6-7 mm long, yellowish. *Ovary* ca. 3 mm long, style arched behind the filaments, dividing opposite the middle to upper half of the anthers, the branches ca. 2.5 mm long. *Capsules* 11-14 mm long, ellipsoid to ovoid; *seeds* including the wing ca. 5.5 × 4 mm. *Chromosome number* not known.

Flowering time : March to September.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : Although known from relatively few collections, there seems little doubt that *Gladiolus antandroyi* is distinct from *G. luteus*, in which it was included by PERRIER (1946). At the time of PERRIER's treatment, the species was known from two collections, neither well preserved nor representative. The several additional collections now available confirm the constancy of the comparatively large flower and particularly long perianth tube, usually exceeding 20 mm and well exserted from the bracts. The bracts, measuring 15-23 mm, are also relatively long whereas the capsules are comparatively short, usually about 12 mm long but sometimes to 14 mm. This combination of features, combined with fibrous corm tunics and often quite broad leaves, 10-12 mm wide in the type collection, make the species immediately recognizable. Perhaps most closely related to the southeast coast *G. decaryi*, *G. antandroyi* has similar short capsules but differs in its longer perianth tube (15-20 mm in *G. decaryi*), larger bracts, more robust habit and broader leaves. The fibrous corm tunics and long perianth tube immediately distinguish it from *G. luteus*.

Gladiolus antandroyi is still inadequately known and the extent of its variability is uncertain. Thus the two collections with a somewhat shorter perianth tube, about 15 mm long and not exserted from the perianth tube, *Geay 6324* and *Grandidier s.n.*, both from Faux Cap, have been included here although they seem intermediate between *G. antandroyi* and the related *G. decaryi* in perianth tube length whereas the shape of the flower with an apparently arched upper tepal are characteristic of *G. antandroyi* rather than *G. decaryi*.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Gladiolus antandroyi* appears to be centred in the extreme south of Madagascar in the vicinity of Tanjona Vohimena (Cap Sainte-Marie) (Fig. 3, *1*) but there are collections from Androhomana, SW of Tolonaro (Fort Dauphin) and Faux Cap (although the identity of the specimens from here is uncertain). It grows in dry rocky limestone terrain close to the coast apparently at elevations not exceeding 50 m. The wide range in the recorded flowering time, from March to September, with most collection made in June is unusual, and possibly represents the irregular pattern of rainfall in this dry southern part of Madagascar.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Tuléar : *Cours 5261*, Cap Ste Marie, rocks, 50 m, 23.9.1958 (P); *Decary 4018*, Androhomana, bord de la mer, 20.6.1926 (P); *Geay 6324*, Plateau calcaire du Faux Cap, s.d. (P); *Grandidier s.n.*, Faux Cap, 15.7.1901 (P); *Humbert & Capuron 29286*, Cap Ste Marie, calcareous rocks, 5-7.3.1955 (K, MO, P, TAN); *Ratoto Jean de Dieu 1435RN*, Cap Ste Marie, dry rocky ground, 11.6.1948 (P).

6. **Gladiolus perrieri** Goldbl., *sp. nov.* — Fig. 5, *1*.

Plantae 30-50 cm altae, tunicis cormi fibrosis, foliis 4-5, spicis (2-)3-6 florum, bracteis 9-12(-20) mm longis, floribus zygomorphibus luteis, tubo perianthii ca. 5 mm longo, tepalis inaequalibus 8-10 mm longis, capsulis 8-10 mm longis.

TYPE : *Croat 29837*, Madagascar, Fianarantsoa, Massif de l'Itremo, near Col d'Itremo, 27.1.1975 (holo-, MO; iso-, P).

Plants 30-50 cm high. *Corm* 8-10 mm in diam., tunics of fine, pale, reticulate fibres. *Leaves* 4-5, at least the lower 2 basal or nearly so, linear, 1.5-2 mm wide, about half as long as the spike, firm textured with a raised midrib and lightly thickened margins, the upper 1-2 leaves cauline and often bract-like. *Stem* usually unbranched. *Spike* (2-)3-6 flowered; *bracts* herbaceous, 9-12(-20) mm long, the inner slightly shorter than the outer. *Flowers* zygomorphic, deep yellow, sometimes at least, the lower lateral tepals each with a pale transverse band bordered with purple in the lower midline; *perianth tube* ca. 5 mm long, slightly expanded and curving outwards above; *tepals* unequal, narrowly elliptic, acute, 12-14 mm long, the uppermost largest and more or less horizontal, ca. 7 mm wide, the upper laterals curving outwards, the lower three narrowest, ca. 3 mm wide, held close together and directed downwards. *Filaments* ca. 4 mm long, inserted ca. 1 mm below the mouth of the tube, unilateral and arcuate; *anthers* 3-3.5 mm long, pale yellow. *Ovary* 3-4 mm long, style arching over the stamens, dividing near the apex of the anthers, branches ca. 1.6 mm long. *Capsule* obovoid-ellipsoid, 8-10 mm long, 3-4 mm in diam. at the widest; *seeds* unknown. *Chromosome number* unknown.

Flowering time : Mainly December to February, occasionally as late as April, and recorded out of season in August.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : *Gladiolus perrieri* is a slender, inconspicuous plant with narrow grassy leaves and small pale to intense yellow flowers with tepals 12-14 mm long. Dry specimens have long been confused with the closely allied *G. bojeri* which is similar in vegetative features but the small flowers are pendent and actinomorphic whereas those of *G. perrieri* are zygomorphic and borne on straight spikes. The two species were not distinguished

by either PERRIER (1946) or GOLDBLATT (1982) and it is only as a result of field study of living plants that the two species were recognized as separate taxa. The capsules of *G. perrieri* are 8-10 mm long, and readily distinguished from those of *G. bojeri* which are 14-25 mm long.

DISTRIBUTION AND HABITAT : The range of *Gladiolus perrieri* is almost entirely within that of *G. bojeri* (Fig. 3, *2*). It extends from near Ankazobe in the south of Tananarive Province into Fianarantsoa Province where there are several records from the Massif Itremo. The record from near Lac Manampetsa (*Humbert & Swingle 5323*) is well to the southwest of all other stations but the plants nevertheless seem to belong here. *Gladiolus perrieri* occurs in rocky situations in mountainous areas, generally above 1600 m.

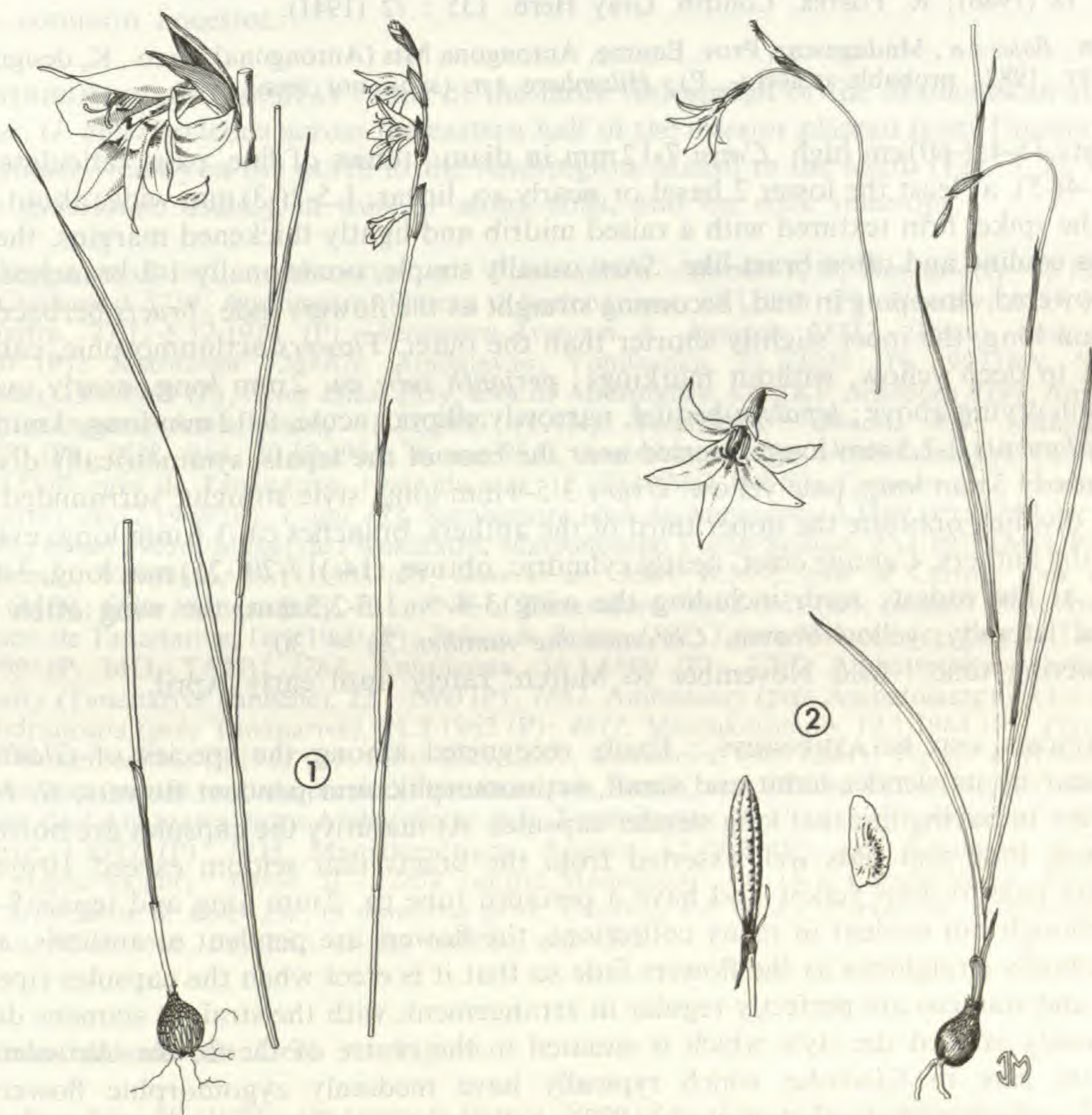


Fig. 5. — Morphology of **Gladiolus perrieri (1)** and **G. bojeri (2)**. Habits × 0.5; single flower × 1.5; capsule × full size; seed × 3. (Del. J. C. MANNING).

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Fianarantsoa : *Croat 29837*, Massif de l'Itremo, near Col d'Itremo, 27.1.1975 (MO, P); *Decary 13103*, Ambatofinandrahana, 1600-1800 m, 19.2.1938 (P); *13148, ibid.*, 21.2.1938 (P); *Homole 1824*, Rivière Menaloha, Lac Alaotra, 12.2.1944 (P); *Humbert 28270*, montagnes à l'ouest d'Itremo, s.d. (TAN). Tananarive : *Dorr & Rakotozafy 4522*, Mont Ibity (sud), W of Ambohimanjaka, rocky outcrops, 2000 m, 22.12.1985 (K, MO, P); *Perrier 8378*, environs d'Antsirabe, 4.1910 (P). Tuléar : *Humbert & Swingle 5323*, environs du lac Manampetsa (côte sud-ouest), pl. calcaire, près d'Antananandranto, 16-20.8.1928 (P).

7. **Gladiolus bojeri** (Baker) Goldbl. — Fig. 5, *2*.

Ann. Missouri Bot. Gard. 69 : 380 (1982), in part also including *G. perrieri*. — *Geissorhiza bojeri* BAKER, J. Bot. 14 : 239 (1876); PERRIER, Flore de Madagascar, 45ᵉ fam., Iridacées : 18 (1946); R. FOSTER, Contrib. Gray Herb. 135 : 72 (1941).

TYPES : *Bojer s.n.*, Madagascar, Prov. Emirne, Antongona Mts (Antongona) (lecto-, K, designated by GOLDBLATT, 1982; probable isolecto-, P); *Hilsenberg s.n.* (syn-, not seen).

Plants 15-45(-60) cm high. *Corm* 7-12 mm in diam., tunics of fine, pale, reticulate fibres. *Leaves* 3-4(-5), at least the lower 2 basal or nearly so, linear, 1.5-2(-3) mm wide, about half as long as the spike, firm textured with a raised midrib and lightly thickened margins, the upper 1-2 leaves cauline and often bract-like. *Stem* usually simple, occasionally 1-2 branched. *Spike* 1-3(-5) flowered, drooping in bud, becoming straight as the flowers fade; *bracts* herbaceous, 8-10(-12) mm long, the inner slightly shorter than the outer. *Flowers* actinomorphic, campanulate, pale to deep yellow, without markings; *perianth tube* ca. 2 mm long, nearly cylindric, weakly outcurving above; *tepals* subequal, narrowly elliptic, acute, 9-12 mm long, 3 mm at the widest. *Filaments* 2-2.5 mm long, inserted near the base of the tepals, symmetrically disposed; *anthers* nearly 3 mm long, pale yellow. *Ovary* 3.5-4 mm long, style straight, surrounded by the stamens, dividing opposite the upper third of the anthers, branches ca. 1.6 mm long, extending between the anthers. *Capsule* erect, nearly cylindric, obtuse, (14-)17-20(-25) mm long, 3-4.5 mm in diam. at the widest; *seeds* including the wing 3-4 × 1.5-2.5 mm, the wing often poorly developed laterally, yellow-brown. *Chromosome number* $2n = 30$.
Flowering time : Mid November to March, rarely until early April.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : Easily recognized among the species of *Gladiolus* in Madagascar by its slender habit and small, actinomorphic and pendent flowers, *G. bojeri* is also distinct in having unusual long slender capsules. At maturity the capsules are normally at least 17 mm long and thus well exserted from the bracts that seldom exceed 10 mm. The flowers are pale to deep yellow and have a perianth tube ca. 2 mm long and tepals 8-10 mm long. Although not evident in many collections, the flowers are pendent at anthesis, and the spike gradually straightens as the flowers fade so that it is erect when the capsules ripen. The perianth and stamens are perfectly regular in arrangement, with the straight stamens disposed symmetrically around the style which is situated in the centre of the flower. Actinomorphic flowers are rare in *Gladiolus* which typically have medianly zygomorphic flowers with unilateral, arcuate stamens (LEWIS et al., 1972). Actinomorphic flowers in *Gladiolus* are known otherwise in three southern African species that are not directly related to *G. bojeri*. The actinomorphic condition is probably secondary in *G. bojeri*.

Originally assigned to the southern African and Cape genus *Geissorhiza*, most likely because of its small and actinomorphic flower, *Gladiolus bojeri* certainly belongs in *Gladiolus*, with which its reticulate corm tunics, herbaceous bracts, winged seeds, and chromosome number on $n = 15$, accord completely. *Geissorhiza* is distinguished from *Gladiolus* by woody corm tunics, actinomorphic or sometimes declinate flowers, angular (to angular-ridged) seeds and a basic chromosome number of $x = 13$ (GOLDBLATT, 1982, 1985).

Gladiolus bojeri is easily confused when dry with *G. perrieri* which is nearly identical in its vegetative appearance and also has small, yellow flowers. In the latter the flowers are zygomorphic and borne on a secund, erect spike. Also, spikes of *G. perrieri* usually have at least three, and up to six, flowers and the capsules are only 8-10 mm long whereas spikes of *G. bojeri* rarely have more than 2-3 flowers and the capsules are slender and elongate, ranging from 14-25 mm in length. No doubt the two species are closely related, and presumably they share a common ancestor.

DISTRIBUTION AND HABITAT : One of the more widespread of the Madagascan species of *Gladiolus, G. bojeri* extends across the eastern half of the interior plateau from Tananarive and its immediate vicinity in the north to the Andringitra Massif in the south (Fig. 3, *2*). It grows in open grassland, usually in thin or stony soils, and on rock outcrops.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Fianarantsoa : *Bosser 1236*, Antanifotsy, 12.1951 (MO, TAN); *Guillaumet 3754*, Andringitra, Plateau d'Andohariana, 13.1.1971 (P); *Humbert 3655*, Massif de l'Andringitra, 27.11-8.12.1924 (P); *Keraudren-Aymonin & Aymonin 25757*, Itremo, bois de tapia, 1.12.1970 (P); *Rakotovao 7284RN*, Ambalavao, Vohitsaoka, 22.1.1955 (P); *9932RN*, Sendzisoa, Ambalavao, 13.1.1958 (P); *Scott Elliot 1854*, foot of Andringitra, s.d. (K); *Schlieben 8191*, Ambalamankana (Fianarantsoa-Ambalavao), 18.12.1959 (TAN). Tananarive : *Benoist 484*, Manjakatompo, 19.12.1950 (P); *1638, ibid.*, 20.12.1951; *Bosser 8851*, Ambohimandroso (Ambatolampy), 12.1955 (MO, TAN); *13738*, près de Tananarive, route du sud, 12.1959 (MO, TAN); *Capuron s.n.*, Fendrehana (E d'Ankaratra), 26.12.1948 (P); *Catat 453*, Sarobaratra (sud de Antsirabe), 3.1889 (P); *1160*, lac Tritriva, 5.1889 (P); *Croat 29016*, Massif de l'Ankaratra, Mankatompo Forest Station, 22.1.1975 (MO, P); *Decary 13834*, Betafo, Vavavato, 29.11.1938 (P); *Dorr et al., 3688*, R.N. 2, east of Carion, rock outcrops, 5.2.1985 (MO); *Hain 15*, near Ilafy, 10 km NE of Tananarive, 10.12.1967 (K); *Leandri 2589*, Antongona, 40 km ouest de Tananarive, 16.1.1960 (P); *Peltier & Peltier 1592*, Talata-Volonondry, près de Tananarive, 11.12.1959 (P, MO, TAN); *1765*, Antongona, 16.1.1960 (P); *1797*, Ambatsetokona près Talata-Volonondry (Tananarive banlieue), 22.1.1960 (P); *1882*, Amboasary (près Ambatolampy), 14.2.1960 (P); *3466*, Andranosoa (près Tananarive), 21.3.1962 (P); *4617*, Manjakatompo, 19.1.1964 (P); *Perrier 8355*, Cime à l'W Ambositra, 12.1911 (P); *Scott Elliot 2092*, Ankaratra, febr. (BM); *Viguier & Humbert 1352*, Vakinankaratra, pentes nord du pic de Vohimalaza près Betafo, vers 1500 m, 18.11.1912 (P); *1698*, Itasy, flanc ouest de l'Ankaratra entre Ambatofotsy et le Tsiafojarona, 19.11.1912 (P); *Waterlot 436*, env. de Tananarive, 1.1912 (P); *1033*, Manjakandriana, Angavo, 12.1928 (P); *s.n.*, Antsirabe, 12.1919 (P). Without precise locality : *Baron 2071, 2854*, central Madagascar, s.d. (K); *Campenon s.n.*, Madagascar, s.d. (P); *Hilsenberg & Bojer s.n.*, in montibus prov. Emerine, s.d. (BM); *Parker s.n.*, Sakoerintany, s.d. (K); *Scott Elliot 1805*, dry hills of the interior, s.d. (K).

8. **Gladiolus dalenii** van Geel. — Fig. 6.

Sert. Bot. fasc. 28 (1829); HILLIARD & BURTT, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 37 : 297 (1978). — *Gladiolus garnieri* KLATT, Linnaea 37 : 511 (1872); BAKER, Handbk. Irid. : 214 (1892); PERRIER, Flore de Madagascar, 45ᵉ fam., Iridacées : 13 (1946). TYPE : Madagascar, without precise locality, *Garnier 84*, not *86* as publ. (holo-, JE). *Syn. nov.*

— *Gladiolus ignescens* BOJER ex BAKER, J. Bot. 14 : 334 (1876). SYNTYPES : Madagascar, without precise locality, mont. prov. Emerina, *Hilsenberg & Bojer s.n.* (BM); in montib. prov. Emirne, s.d., *Lyall 158* (K); *Pool s.n.*, not located.

Other notable synonyms include *G. quartinianus* A. RICH., from Ethiopia; *G. natalensis* HOOK., *G. psittacinus* HOOK. and *G. dracocephalus* HOOK., all from Natal, South Africa. Additional synonyms, all based on African types, are cited by LEWIS et al., 1972 and GEERINCK, 1972.

TYPE : South Africa, Natal, without precise locality, collector unknown, cultivated in Holland (lecto-, illustration *in* Sert. Bot. fasc. 28, designated by HILLIARD & BURTT, 1978).

Plants 70-110 cm high. *Corm* 15-25 mm in diam., tunics of brittle membranous layers, the outer becoming irregularly broken, rarely subfibrous, reddish-brown. *Leaves* 4-6(-7), at least the lower 3 basal or nearly so, narrowly lanceolate to more or less linear, (4-)5-10(-14) mm wide, about half as long as the spike, firm textured with moderately thickened midrib and lightly thickened margins, the upper 1-2 leaves cauline and sheathing for at least half their length, sometimes entirely, often imbricate. *Stem* simple, 3-5 mm in diam. below the first flower. *Spike* (2-)3-7(-9) flowered; *bracts* herbaceous, 3.5-6 cm long, the inner slightly shorter than the outer. *Flowers* red to orange with the lower three tepals yellow except in the upper third, rarely the perianth entirely yellow; *perianth tube* 30-35 mm long, nearly cylindric and curving outwards in the upper half; *tepals* unequal, all more or less broadly elliptic, the uppermost largest, 35-40 mm long, to 14-22 mm at the widest, the upper laterals ca. 5 mm shorter and 15-20 mm wide, the lower three 20-25 mm long, 7-10 mm wide. *Filaments* ca. 30 mm long, inserted in about the midline of the tube, exserted for ca. 15 mm; *anthers* 12-15 mm long, pale yellow. *Ovary* 6-8 mm long, style arching over the stamens, dividing near the apex of the anthers, branches ca. 3 mm long. *Capsule* ellipsoid to ovoid, 25-35 mm long, 12-14 mm in diam. at the widest; *seeds* including the wing 9-11 × 5-7 mm, the wing uniformly developed around the seed, light brown. *Chromosome number* $2n = 30$ in Madagascar, ca. 45, 60, 90 in Africa.

Flowering time : Mid November to April, rarely later but recorded in flower as late as June.

DIAGNOSIS AND RELATIONSHIPS : Immediately recognizable among the species of *Gladiolus* in Madagascar by its robust habit and large, orange-red flowers, *Gladiolus dalenii* is the only species of Madagascan *Gladiolus* not endemic to the island. It is not closely related to the other species of the genus in Madagascar but to a complex of African and largely tropical species characterized by large flowers and bracts and a fan of several, usually broad leaves. Its broad and strongly hooded upper tepal, broad upper laterals and smaller, much narrower, recurved lower tepals, half to a third as the upper, generally robust habit and fan of 5 or more, plane leaves are typical of this complex of African species.

Careful examination of the available collections of this complex from east and southern Africa suggests that *Gladiolus garnieri* is not a distinct species, but falls within the range of variation found in *G. dalenii*. The Madagascan plants appear to be less variable than is the species in tropical Africa, and they consistently have comparatively narrow leaves and fewer flowers per spike than is the norm in Africa. The form of the flowers matches numerous African collections. It seems likely that *G. dalenii* is of fairly recent origin in Madagascar, hence its limited variability.

There is a large number of synonyms for *Gladiolus dalenii*. Some of those from tropical Africa have been dealt with by GEERINCK (1972) in his treatment of the genus in Zaire and have not been systematically reviewed here. The species is treated as *G. psittacinus* in Flora of West Tropical Africa (HEPPER, 1968) who listed the synonyms based on West African types. The southern African synonyms were treated by LEWIS et al. (1972) who used the name *G. natalensis* for *G. dalenii*. The reasons for the use of the name *G. dalenii* have been discussed by HILLIARD & BURTT (1978).

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Gladiolus dalenii* has been collected widely across the wetter parts of the interior plateau of Madagascar except for the northern third of the island (Fig. 6).

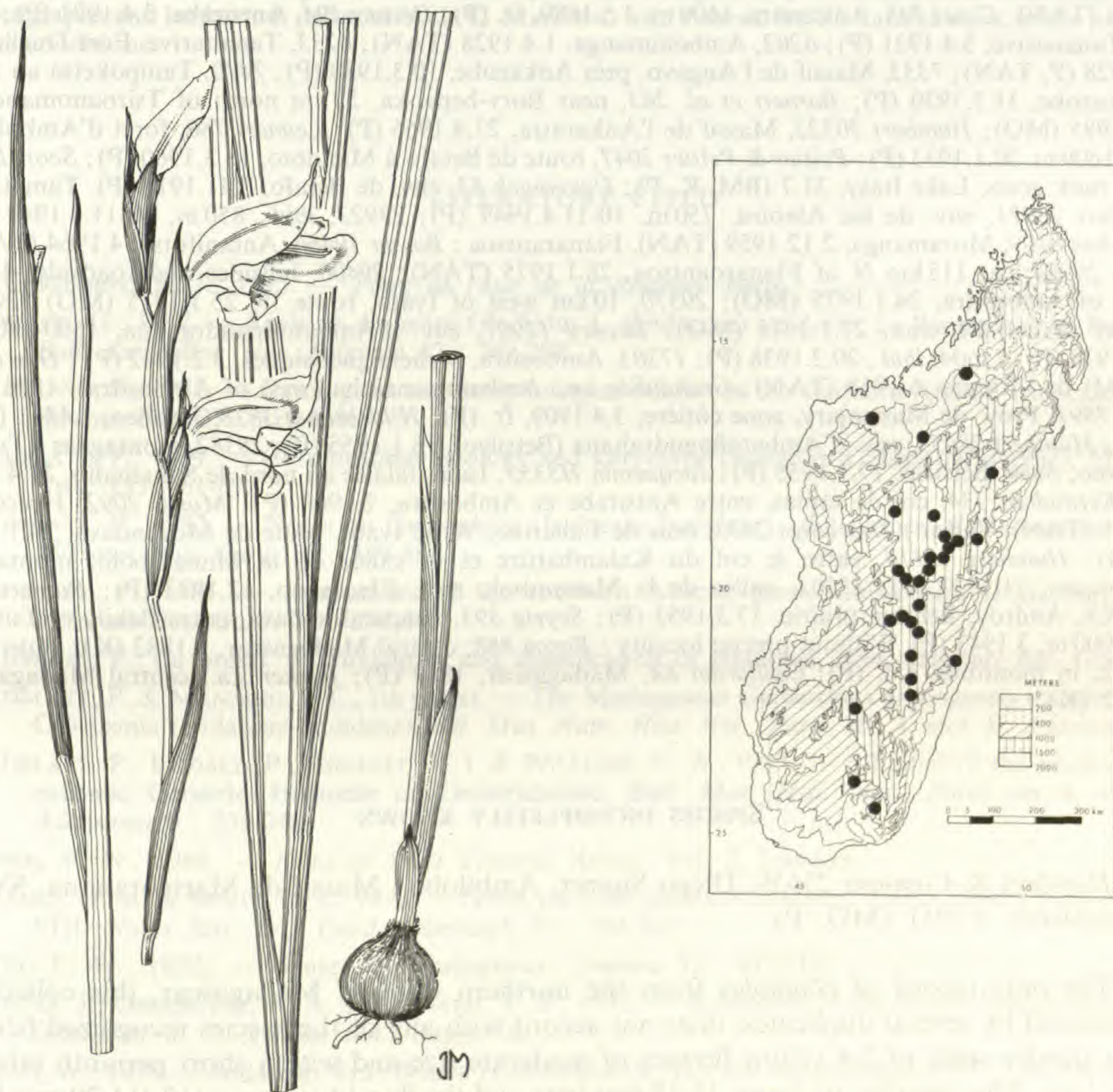


Fig. 6. — Morphology and distribution in Madagascar of **Gladiolus dalenii**. Habit, flowers and corm × 0.5. (Del. J. C. MANNING).

The range extends from Lake Alaotra in the northeast and the Majunga area in the west to the southern edge of the plateau, inland from Fort Dauphin. Records indicate that it occurs in dry to wet grassland, and occasionally in marshy situations.

Outside Madagascar, *Gladiolus dalenii* has a distribution extending from Natal in eastern South Africa through south tropical and East Africa to northern Ethiopia, and west through the Sudan and Central African Republic to Senegal and Guinea. It is perhaps the most common species of *Gladiolus* and occurs most frequently in mesic grassland and savanna.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Majunga : *Heydel s.n.*, "Tsaratana", région de Majunga (? = Tsaratanana east of Boriziny), 10.11.1933 (P); *Perrier 526*, Maevatanana, 3.1898, fl. & fr. (P); *8356*, Behena sur la Hopy, 1200-1400 m, 6.1911 (P). Tananarive : *Benoist s.n.*, dry slopes and paddies, 11 km south of Tananarive, 30.3.1951 (P); *Bosser 714*, Manjakandriana, 4.1951 (TAN); *15308*, Angavokely, 4.1961 (TAN); *Catat 245*, Ankaratra, 1600 m, 1.5.1889, fr. (P); *Decary 294*, Antsirabe, 3.4.1921 (P); *296, 299*, Tananarive, 3.4.1921 (P); *6202*, Ambohimanga, 1.4.1928 (TAN); *6233*, Tananarive, Fort Duchesne, 8.4.1928 (P, TAN); *7333*, Massif de l'Angavo, près Ankazobe, 10.3.1930 (P); *7410*, Tampoketsa au nord d'Ankazobe, 11.3.1930 (P); *Barnett et al. 283*, near Bory-bepaoka, 52 km north of Tsiroanomandidy, 10.1.1985 (MO); *Humbert 30322*, Massif de l'Ankaratra, 27.4.1955 (P); *Leandri 780*, forêt d'Ambohiby, 1400-1600 m, 30.1.1933 (P); *Peltier & Peltier 2047*, route de Betafo à Mandoto, 18.3.1960 (P); *Scott Elliot 1922*, rank grass, Lake Itasy, 31.7 (BM, K, P); *Ungemach 53*, env. de Betafo, 3.11.1915 (P). Tamatave : *Humbert 23921*, env. de lac Alaotra, 750 m, 10-11.4.1949 (P); *23922, ibid.*, 850 m, 10-11.4.1949 (P); *Schlieben 8109*, Moramanga, 2.12.1959 (TAN). Fianarantsoa : *Bosser 19466*, Antanifotsy, 4.1964 (TAN); *Croat 29984*, ca. 115 km N of Fianaroantsoa, 28.1.1975 (TAN); *29400*, hillsides and roadside, 45 km north of Ambositra, 24.1.1975 (MO); *29570*, 10 km west of Ivato, route 35, 25.1.1975 (MO); *29887*, vicinity of col d'Itremo, 27.1.1975 (MO); *Decary 12907*, env. d'Ambatofinandrahana, 1600-1800 m, 15.2.1938 (P); *13604, ibid.*, 20.2.1938 (P); *17303*, Ambositra, rochers gneissiques, 3.2.1942 (P) ; *Descoings 965*, Mt de l'Itremo, 6.1955 (TAN); *Grandidier s.n.*, Ambatomenaloha (west of Ambositra), 1876 (P); *Geay 7891*, Prov. de Mananjary, zone côtière, 3.4.1909, fr. (P); *Hildebrandt 3878*, Betsileo, 1.1881 (BM, K, P); *Humbert 28053*, env. d'Ambatofinandrahana (Betsileo), 16.1.1955 (P); *28382*, montagnes à l'ouest d'Itremo, ouest Betsileo, 17.1.1955 (P); *Jacquemin H335J*, Isalo, falaise au nord de Sakamalio, 21.4.1967 (P); *Keraudren 134*, col de tapias, entre Antsirabe et Ambositra, 2.1960 (P); *Morat 2092*, Horombe, 2.1965 (TAN). Tuléar : *Descoings 2033*, bois de Faliarivo, W de Ivato, route de Morondava, 24.1.1957 (TAN); *Humbert 12114*, entre le col du Kalambatitre et la vallée de la Manambolo, montagnes gneissiques, 11.1933 (P); *13201*, vallée de la Manambolo env. d'Isomono, 12.1933 (P); *Ramorokoto 5048RN*, Androy, Behara, prairie, 17.3.1953 (P); *Seyrig 393*, Ampandrandava, entre Bekily et Tsivory, 700-1000 m, 3.1943 (P). Without precise locality : *Baron 888*, central Madagascar, 1.1882 (K); *Bojer s.n.*, Imirne, in montibus, s.d. (P); *Gaillardot 84*, Madagascar, 1869 (P); *Parker s.n.*, central Madagascar, 2.1882 (K).

SPECIES INCOMPLETELY KNOWN

Humbert & Capuron 25650, Diego Suarez, Ambilobe : Massif de Marivorahona, SW of Manambato, 3.1951 (MO, P).

The only record of *Gladiolus* from the northern third of Madagascar, this collection, represented by several duplicates, does not accord with any of the species recognized here. It has a slender spike of 2-4 yellow flowers of moderate size and with a short perianth tube ca. 6 mm long. The capsules are large, 15-18 mm long and the floral bracts are (12-)14-20 mm long, the median range for bracts in the yellow-flowered Madagascan *Gladiolus* species, to which group it undoubtedly belongs. The plants accord best with *G. horombensis* but this species has

a branched flowering stem and relatively large flowers, and notably small capsules, 6-9 mm long, at least so far as is known.

Better preserved flowers, or live material are needed to determine floral details, and additional collections would be helpful in assessing the range of variation the prevails in this possible new species.

ACKNOWLEDGEMENTS : Support from the National Geographic Society Grant 3971-88 and US National Science Foundation Grant BSR 85-00148 is gratefully acknowledged. I thank L. J. DORR, L. BARNETT, C. PUFF, George SCHATZ, and Armand RAKOTOZAFY for their help with various aspects of this study. I also express my thanks to Professor P. MORAT, Director, Laboratoire de Phanérogomie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for making available to me a visiting scientist position at the Laboratoire de Phanérogamie where this work was completed. The illustrations were made from photographs and herbarium material by J. C. MANNING who I thank for his careful work under less than ideal conditions.

LITERATURE CITED

DE CORDEMOY, E. J., 1895. — *Flore de l'Isle de la Réunion*. Paris.

GEERINCK, G., 1972. — Révision du genre Gladiolus L. (Iridaceae) au Zaïre, au Rwanda et au Burundi. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique* 42 : 269-287.

GOLDBLATT, P., 1971. — Cytological and morphological studies in the southern African Iridaceae. *J. S. African Bot.* 37 : 317-460.

GOLDBLATT, P., 1979. — Chromosome cytology and karyotype change in Galaxia (Iridaceae). *Pl. Syst. Evol.* 133 : 61-69.

GOLDBLATT, P., 1982. — Notes on Geissorhiza (Iridaceae-Ixioideae) : the species of Madagascar. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69 : 379-381.

GOLDBLATT, P., 1985. — Systematics of the southern African genus Geissorhiza (Iridaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72 : 277-447.

GOLDBLATT, P., (in press). — Phylogeny and classification of Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77.

GOLDBLATT, P. & MANNING, J. C., (in press). — The Madagascan Geissorhiza ambogensis transferred to Crocosmia (Iridaceae-Ixioideae).*Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, sér. 4, sect. B, *Adansonia* 12.

GOLDBLATT, P., RUDALL, P., CHEADLE, V. I. & WILLIAMS, C. A., 1987. — Affinities of the Madagascan endemic Geosiris, Iridaceae or Geosiridaceae. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, sér. 4, sect. B, *Adansonia* 9 : 239-248.

HEPPER, F. N., 1968. — *Flora of West Tropical Africa*. Vol. 2, London.

HILLIARD, O. M. & BURTT, B. L., 1978. — Notes on some plants of southern Africa, chiefly from Natal : VIII. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 37 : 284-325.

KLATT, F. W., 1872. — Plantes de Madagascar. *Linnaea* 37 : 507-512.

LEWIS, G. J., OBERMEYER, A. A. & BARNARD, T. T., 1972. — A revision of the South African species of Gladiolus. *J. S. African Bot.*, Suppl. 10.

MARAIS, W., 1978. — Iridaceae. *In* J. BOSSER et al. (editors), *Flore des Mascareignes* 177 : 1-16. Mauritius.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1946. — Iridacées. *In* H. HUMBERT (editor), *Flore de Madagascar et des Comores* 45 : 1-21. Paris.

WILEY, E. O., 1981. — *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.* New York.

branched flowering stem and relatively large flowers, and locality small [illegible] may be rare so far as is known.

Better preserved flowers, or live material are needed to determine floral details, and additional collections would be useful in assessing the range of variation [illegible] of this possible new species.

ACKNOWLEDGEMENTS. — Support from the National Geographic Society Grant 3171-85 and the National Science Foundation Grant BSR 8506145 is gratefully acknowledged. I thank L. J. Dorr, [illegible], George Schatz, and Armand [illegible] for their help [illegible] of [illegible] I also express my thanks to Professor P. Morat, Directeur, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for making available [illegible] where this study was completed. The illustrations were made [illegible] material by J. G. [illegible] for help [illegible].

LITERATURE CITED

de CANDOLLE, A. P., 1829. — [illegible]

[illegible], 1855. — Révision du genre Gladiolus L. [illegible] Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique 55: [illegible]

GOLDBLATT, P., 1977. — [illegible]

GOLDBLATT, P., 1979. — Chromosome cytology and karyotype change in [illegible] Kew Bull. 33: [illegible]

GOLDBLATT, P., 1984. — Notes on [illegible] Ann. Missouri Bot. Gard. 71: [illegible]

GOLDBLATT, P., 1985. — Systematics of the southern African [illegible] Ann. Missouri Bot. Gard. 72: [illegible]

GOLDBLATT, P., in press. — Phylogeny and classification of Iridaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. [illegible]

GOLDBLATT, P. & MANNING, J. C., in press. — The Madagascan [illegible] transferred to Gladiolus (Iridaceae-Ixioideae). Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, sér. 4, sect. B, Adansonia [illegible]

GOLDBLATT, P., RUDALL, P., CHEADLE, V. I. & WILLIAMS, C. A., 1987. — [illegible] endemic Geosiris [illegible] Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, sér. 4, sect. B, Adansonia 9: 239-248.

HEPPER, F. N., 1968. — Flora of West Tropical Africa. Vol. 3. London.

[illegible], 1974. — [illegible] VII. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 33: [illegible]

KLATT, F. W., 1872. — Plantes de Madagascar. [illegible]

[illegible], G. J., OBERMEYER, A. A. & BARKER, T. T., 1972. — [illegible] J. S. Afr. Bot. Suppl. 10.

MARAIS, W., 1980. — Iridaceae. [illegible]

PERRIER de LA BATHIE, H., 1946. — Iridacées. [illegible]

[illegible], 1983. — [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 257-278.

Pollen characters of the *Polyalthia hypoleuca* complex (*Annonaceae*) : their significance in establishing monophyly and candidate outgroups

S. H. Rogstad & A. Le Thomas

Summary : Pollen from all members of the *Polyalthia hypoleuca* complex (*Annonaceae*) of Malesia was examined and found to be homogeneous within the complex. Using SEM analyses, all members have pollen with solitary grains that are monosulcate, heteropolar, "boat-shaped", with a psilate tectum having medium sized perforations. From TEM analyses, pollen wall features include an exine with short, stout, and regular columellae, and a bipartite basal layer with a thick outer layer connecting the bases of the columellae, and an inner layer of discontinuous lamellar foliations. These pollen characters are added to the suite of characters delimiting the *P. hypoleuca* complex, and the suite is used to seek the most plausible outgroup for the complex. It is concluded that the best candidates for taxa with the most immediate phylogenetic proximity to the complex are : 1) from within the genus, two species from Madagascar ; or 2) considering other genera, the Neotropical genus *Pseudoxandra*.

Résumé : Toutes les espèces du complexe *Polyalthia hypoleuca* (Annonacées de Malaisie) ont un type pollinique homogène. Au MeB, le pollen est simple, monosulqué, hétéropolaire, à tectum lisse perforé. Les coupes de l'exine au MeT, montrent un tectum extrêmement massif, des columelles courtes et très régulières et une couche basale ectexinique bipartite, continue et épaisse dans sa partie superficielle où elle relie la base des columelles, constituée de feuillets lamellaires discontinus dans sa partie profonde. Ajoutés à l'ensemble des caractères morphologiques qui délimitent le complexe *P. hypoleuca*, ces caractères polliniques sont utilisés pour rechercher le groupe externe le plus plausible de ce complexe. Il apparaît que les taxons les plus proches sont : 1) deux espèces malgaches au sein du genre *Polyalthia* ; ou 2) au niveau générique, le genre néotropical *Pseudoxandra*.

Steven H. Rogstad, Department of Biology, Washington University, St Louis, Missouri, U.S.A. 63130.

Annick Le Thomas, Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France..

The *Annonaceae* (approximately 2300 species) is the largest family of the Magnoliales (*sensu* Cronquist, 1981) including nearly 80 % of the species of the order. Even in that wider constellation of taxa, the so-called "ranalean complex" of 33 families grouped on the basis of their possession of putative primitive angiosperm characters (Walker, 1976), the *Annonaceae* are approached in size only by *Lauraceae* and *Piperaceae* (both with ca. 2000 species). While the family limits are well defined, the diversification of the large number of species has produced a commensurate diversity of form. This is reflected in the pollen characters of the *Annonaceae*, which are the most diverse for any of the families of the ranalean complex (Walker, 1976).

Several authors have sorted this diversity into groups of taxa that share similar pollen types, thus using palynological characters as the foundation for seeking systematic relationships or phylogenetic trends in the family (e.g., CANRIGHT, 1963; WALKER, 1971*a*, 1972*b*; LE THOMAS, 1981; HESSE et al., 1985; LE THOMAS et al., 1986). These studies have generally supported previous generic concepts in that most genera are composed of species possessing rather uniform pollen. A noteable exception is the genus *Polyalthia* Blume, wherein a variety of pollen shapes and internal architecture has been found (e.g., WALKER, 1971*a*; LE THOMAS, 1981, 1988). Here we report on the pollen characteristics of a cluster of species previously placed within this genus (but see below), the *Polyalthia hypoleuca* species complex (ROGSTAD, 1986, 1989).

As will be seen, the members of this complex all have pollen with a uniform gross morphology and wall architecture that distinguishes them from most of the other palynologically examined species of the genus, and indeed, of the family. We argue that these pollen characters are part of larger suite of features shared by the members of this group, and that this suite can be used to support the conclusion that, by parsimony, the complex is best considered to be a monophyletic assemblage. However, it is almost as parsimonious to consider the group to be paraphyletic, although in the most plausible case the *P. hypoleuca* complex is a geographically isolated subset of species from a larger monophyletic taxon (i.e., a group comprised of all and only the members of a larger monophyletic assemblage that occur in a restricted geographic area). Finally, we indicate taxa that are the most likely candidates as the outgroup for the *P. hypoleuca* complex.

BACKGROUND

The genus *Polyalthia* includes approximately 150 species and ranges from Africa and Madagascar, through India and southeast Asia, to the western and central regions of Oceania. The distinguishing features of the genus are : 1) the three petals of both series are valvate in aestivation, and 2) the mature petals of both series are subequal in size, free, and more or less regular in shape (i.e., lacking pronounced constrictions or appendages, etc.).

MIQUEL (1865) recognized two sections in the genus, *Eu-Polyalthia* Blume (= sect. *Polyalthia*) comprised of those species with two or more ovules per carpel, and *Monoon* Miq. including those species with uniovulate carpels. ENGLER & DIELS (1901) placed two of the African members of the genus, *P. suaveolens* and *P. oliveri* (authorities for all of the species mentioned in the text are given in Appendix 1), in their section *Afropolyalthia* as these species stand apart in being andromonoecious rather than having all perfect flowers. VERDCOURT (1969), arguing that these species also have stamen connectives and petal characteristics not found elsewhere in the genus, segregated these two species into a new genus, *Greenwayodendron*. LE THOMAS (1969) disagreed with VERDCOURT and maintained these two species within *Polyalthia*.

WALKER (1971*a*, p. 26), in his palynological survey of the family, examined 23 species from *Polyalthia*. He found that pollen was rather homogeneous in the genus, the solitary grains being apolar and radiosymmetrically globose, inaperturate, tectate, with a verrucate (warty) or patchy-verrucate surface and distinct, well developed columellae. However, he

noted that two species (*P. glauca* and *P. hypoleuca*) were distinct in having heteropolar and bilateral "boat-shaped" (see also WALKER & DOYLE, 1975, p. 697) pollen grains, with psilate (smooth) surfaces, and with "... medium-sized perforations in the tectum." WALKER maintains these latter two species in the genus despite their distinct pollen characters.

At a more informal level, SINCLAIR (1955), treating only those members occurring in Peninsular Malaysia, indicated that this complement of the genus could be subdivided into a number of morphologically distinct groups. Although he designated ten such groups (p. 280), he did not explicitly define any characters by which they could be delimited, nor did he give any of them formal status. SINCLAIR made no mention of pollen in his treatment, and presumably pollen characters were not implicitly used in his classification. However, he placed *P. glauca* and *P. hypoleuca* in his Group 1 of section *Monoon*; these were the two species WALKER noted as differing in pollen characters from the other species of *Polyalthia* examined. Thus, two authors independently identified a close morphological relationship between these two species based on two different sets of characters.

SINCLAIR's Group 1 forms the basis for what ROGSTAD (1986, 1989) has called the *P. hypoleuca* complex, although the latter circumscription of the group included substantial modifications. Further, ROGSTAD described a suite of seven characters that are shared by all members of the complex, this suite apparently being absent in other taxa of the family. Although SINCLAIR did not indicate the morphological characters used to delimit his Group 1, it is likely that he was implicitly using some of these seven characters in recognizing the group. In addition, one of the seven characters is the "boat-shaped" pollen first noted by WALKER (1971*a*).

The suite of seven characters ROGSTAD used to delimit the *Polyalthia hypoleuca* complex includes : 1) a rare type of papillae on the undersides of the leaves; 2) leaf veins that are very small in diameter, with tertiary veins nearly indistinguishable from secondary veins; 3) very numerous secondary veins that are closely spaced; 4) bark that is fundamentally white; and 5) ruminations of the seeds that are needle-like. Finally, the pollen is a type that is rare in the family, as is discussed below, and provides two more characters that distinguish the complex.

Earlier systems of classification (e.g., see HOOKER & THOMSON, 1872; SINCLAIR, 1955; FRIES, 1959; and HUTCHINSON, 1964) have used the characters of imbricate versus valvate petal aestivation to distinguish Tribe *Uvarieae* from Tribe *Unoneae*, respectively. ROGSTAD (1986, 1989) has shown, however, that both types of aestivation are found among members of the *P. hypoleuca* complex. While the fact that all members of the complex possess the suite of seven characters noted above is compelling evidence for recognizing them as closely related species, the occurence of the two different petal aestivation character states in the group makes its placement within the family problematic. This situation has necessitated a broader examination of the family in order to determine the most likely candidates for inclusion in, or as the sister taxon to, the *P. hypoleuca* complex. To this end, we examined all taxa with pollen having a shape even remotely similar to that found within the *P. hypoleuca* complex for the possession of other characters used in its delimitation. In the analyses below, our search for groups related to the complex is divided into two categories : 1) an examination of species within the genus which will prove most useful if current classifications prove correct; and 2) a survey of taxa outside the genus to shed light on possible related groups given that the need for a revised taxonomic placement of the complex is demonstrated.

We initially take the stance that monosulcate, boat-shaped pollen morphology is a

uniquely derived character state (a synapomorphy) indicative of common ancestry of one or several groups within the *Annonaceae*, rather than a character state that was present in one or a number of ancestral lineages of the family and that has undergone alteration in all but a few closely and/or only remotely related taxa of the family (a symplesiomorphy). In the discussion section we also explore the possibility that the latter is the case, and it will be seen that this has little effect on our conclusions. In addition, comparisons of the distributions of other character states between the *P. hypoleuca* complex and all other taxa known to possess monosulcate, boat-shaped pollen are made to support the conclusion that the complex is a monophyletic group, or at the least, a group including all and only the members of a larger monophyletic taxon that occur in a restricted geographic region. First, however, our findings concerning pollen characters within the complex will be presented.

METHODS

Information concerning pollen character states for species not included in the *P. hypoleuca* complex was derived from the literature (see references) except where noted. Voucher and herbarium specimens examined for this study are listed in Appendix 1. Non-pollen, morphological character states were determined directly from these specimens when possible; in a few cases designations were obtained from the literature. Pollen sample vouchers were determined according to ROGSTAD (1986, 1989).

Fresh flowers in all stages of development were collected from *P. discolor, P. hypoleuca, P. glauca*, and *P. multinervis*. Only late-to-mature phase fresh flowers of *P. sumatrana*, and flowers from herbarium specimens of *P. ovalifolia*, were available. Fresh flowers were fixed in 95 % ethanol : 5 % glacial acetic acid for 24 hours and then stored in 80 % ethanol. Field observations of flowering were made at the sites given in ROGSTAD (1986), and fresh pollen observations were made using dissecting microscopes available at Pasoh Forest Reserve (Malaysia) and at April River (Papua New Guinea; courtesy Kennicott Mining Operations), and with compound microscopes made available courtesy of the staffs at Kuala Pilah Hospital (Negri Sembilan, Malaysia), at the Forest Research Institute (Kepong, Selangor, Malaysia), and thanks to Dr. V. SANDS (University Malaya, Kuala Lumpur). Photographs of pollen of *Asimina triloba* pollen were made using a Wild M-8 dissecting microscope fitted with a Nikon FE camera.

Pollen germination experiments were performed using solutions of sucrose serially diluted with sterilized (previously boiled) water to different concentrations (20 % sucrose weight : volume, 10 %, 5 %, 2.5 %, 1.25 %, and pure water). A copious amount of pollen (from that had just dehisced) was added to a drop or two of each sucrose dilution on microscope slides, and the drops were then covered with cover slips. These slides were placed in sealable plastic bags along with water saturated tissue to prevent dessication of the sucrose solutions.

For SEM analysis, pollen grains were acetolysed at 80° C, and examined with a Jeol Scanning Electron Microscope (Laboratoire de Géologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris). We are grateful to M. WAHA (Institut Für Botanik, Universität Wien) for TEM examinations of the pollen of members of the complex (methods given in WAHA, 1985).

RESULTS

Observations of the floral biology of five members of the *P. hypoleuca* complex have been reported previously (ROGSTAD, 1986). In all of these species, pollen is available to pollinators for only one to two hours before the flowers shatter (abscission of the petals and stamens). At least for *P. discolor, P. glauca, P. hypoleuca*, and *P. multinervis*, pollen shape is not an artifact of solvent or drying effects as proposed by GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER (1984) since pollen grains collected at anther dehiscence are clearly heteropolar and boat-shaped

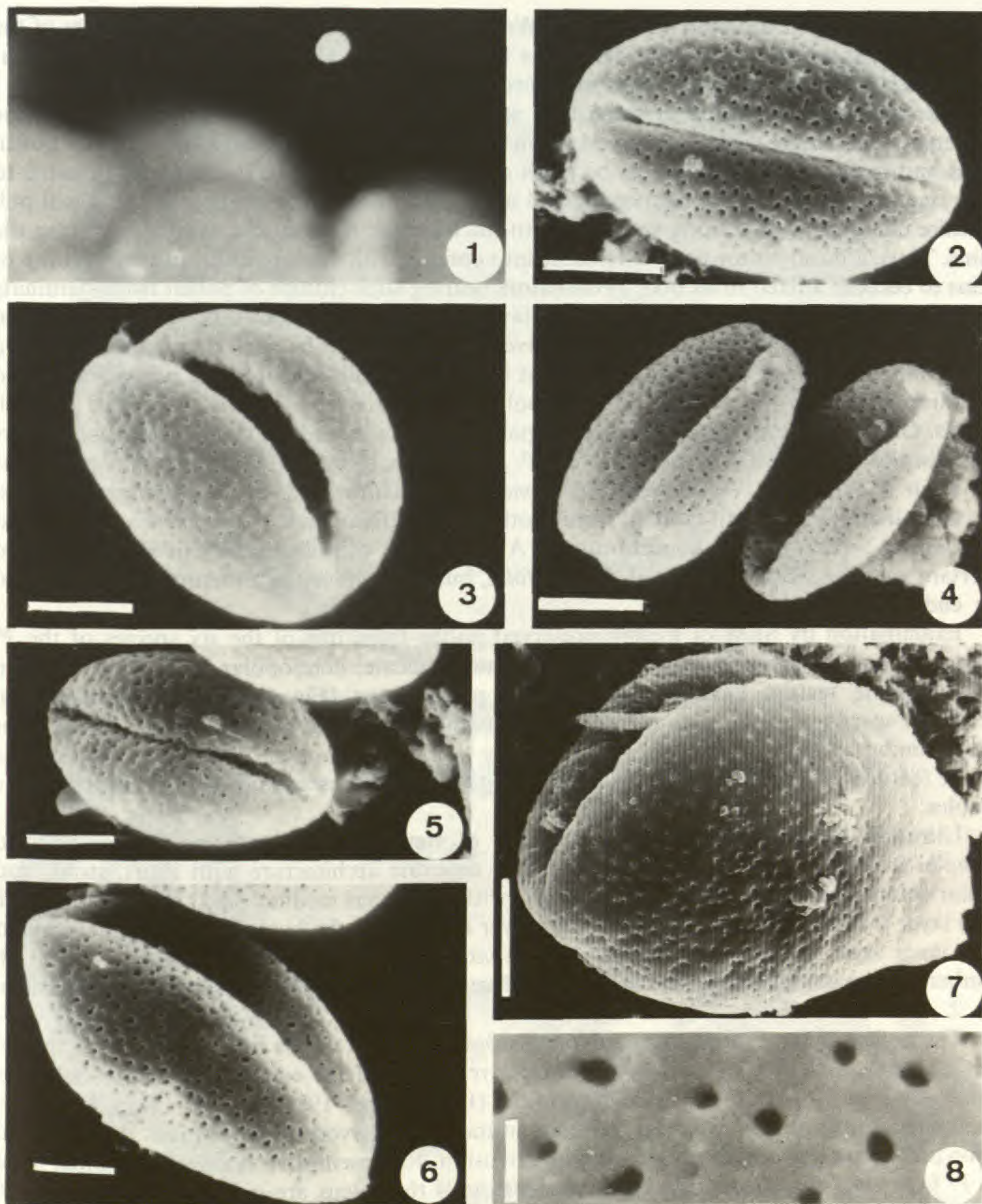


Fig. 1. — **1**, pollen tetrad from fresh flower of *Asimina triloba* suspended by sticky "threads" that form the pollen exudate when tetrads are pulled lowly apart (the tetrad is overexposed to ensure that the thread would be visible); scale bar = 0.3 mm; **2-7** : pollen grains of the different species of the *Polyalthia hypoleuca* complex, SEM, scale bar = 10 μm; 2, *P. discolor*; 3, *P. glauca*; 4, *P. hypoleuca*; 5, *P. multinervis*; 6, *P. sumatrana*; 7, *P. ovalifolia*; **8**, magnified view of the exine surface of the pollen of *P. hypoleuca*, SEM; scale bar = 1 μm.

when viewed with a compound microscope. We assume this to be the case for all species of the *Annonaceae* for which this pollen shape has been reported, although we acknowledge that more observations of fresh material are needed.

The fresh pollen of each of these four species was covered with a sticky exudate (the "pollenkitt" of HESSE, 1981?) that acts as an adhesive both for the agglomeration of pollen grains and for attachment of grains or grain clusters to pollinators. It is usually possible to touch one grain with a dissecting needle, and upon withdrawing the needle, the grain will pull an entire clump of pollen along with it due to the adhesive force of the exudate covering the grains. Thus, a floral visitor need only come into contact with one grain for an entire clump of grains to become affixed to its body. Pollinators bearing such clumps of pollen from staminate phase flowers of each of these four species have been observed (ROGSTAD, pers. obs.). When pollen is fresh, the adhesive quality of the covering exudate can be demonstrated by pulling a grain gently apart from the clump to which it is attatched, the exudate then being drawn into thin threads. In Fig. 1, *1* a tetrad of fresh pollen from *Asimina triloba* is suspended by such threads. One of us (ROGSTAD) has observed pollen exudate threads in staminate-phase flowers of *P. discolor, P. glauca, P. hypoleuca*, and *P. multinervis*, all of the *P. hypoleuca* complex, as well as in *P. lateriflora, P. sclerophylla, Monodora myristica*, and an *Oncodostigma* species.

Germinations of fresh pollen from both *P. longifolia* and *P. hypoleuca* were most abundant at 5-10 % sucrose concentrations. A clear point of pollen tube exit was difficult to ascertain with the globose pollen of *P. longifolia*, but in *P. glauca* germination was usually to one end of the heteropolar grain.

Examination by SEM of freshly preserved pollen from five of the six species of the *P. hypoleuca* complex demonstrates that all have monosulcate, heteropolar, boat-shaped pollen with a psilate tectum having medium sized perforations (Fig. 1, *2-8*). Pollen from an herbarium specimen of the sixth member of the complex, *P. ovalifolia*, examined with SEM is clearly similar to that of the other members (Fig. 1, *7*). A more highly magnified view of the surface features of a grain from *P. hypoleuca* (Fig. 1, *8*) is representative of all members of the complex.

Ultrathin sections of pollen from species of the *P. hypoleuca* complex (see selected examples in Fig. 2) reveal that the grains have an exine architecture with short, stout, and regular columellae, and a tectum that is psilate with numerous medium sized perforations. The basal layer is bipartite with 1) a thick outer layer connecting the bases of the columellae, and 2) an inner layer of discontinuous, lamellar foliations (LUGARDON & LE THOMAS, 1974). All members of the complex have the pollen wall characters depicted for representative species in Fig. 2.

The pollen of the *P. hypoleuca* complex is similar to that of the majority of other species with monosulcate pollen in that there is a clear reduction of the exine at the sulcus, which is usually covered by a thin apertural membrane (LE THOMAS, 1981, p. 320; 1988). In the *P. hypoleuca* complex, the alveolar (or tubular) intine becomes very thick towards the apertural region and increases considerably during its extrusion. Representative examples of pollen from the *P. hypoleuca* complex transected in the region of the sulcus are given in Fig. 2, *1* and *3*.

We conclude from the TEM and SEM analyses that these pollen features appear to be uniform throughout the *P. hypoleuca* complex. As will be seen below, some of these character states are relatively rare in the family (WALKER, 1971*a*; LE THOMAS, 1981). Thus, they are correlated with, and can be added to, the other five relatively rare character states noted

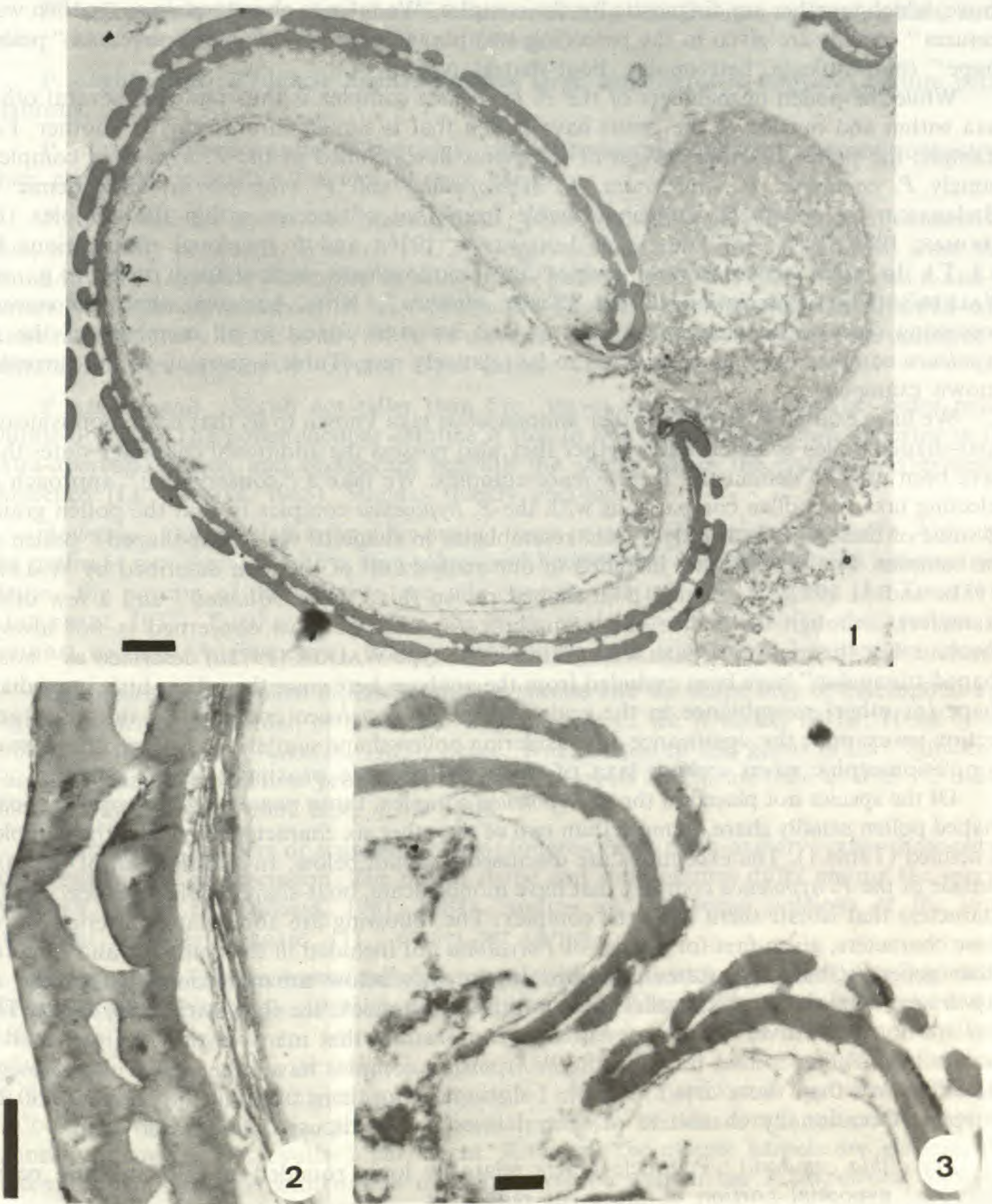


Fig. 2. — TEM ultrasections of selected species of the *Polyalthia hypoleuca* complex showing the pollen wall structure from examples representative for all the species of the complex : **1**, *P. sumatrana*, the intine extruded ; scale bar = 0.2 μm ; **2**, *P. glauca*, extra-apertural region ; scale bar = 0.5 μm ; **3**, *P. hypoleuca*, in the sulcus region ; scale bar = 0.5 μm.

above, which together are diagnostic for the complex. We refer to character six as " pollen wall features " (details are given in the preceding two paragraphs) and character seven as " pollen shape " (monosulcate, heteropolar, boat-shaped pollen).

While the pollen of members of the *P. hypoleuca* complex is thus uniform, several other taxa within and outside of the genus have pollen that is similar in one way or another. For example, the pollen of other species of the genus not included in the *P. hypoleuca* complex, namely *P. capuronii, P. emarginata, P. heteropetala*, and *P. oligosperma*, all endemic to Madagascar, is practically indistinguishable from that of species within the complex (LE THOMAS, 1981, 1988; LE THOMAS & LUGARDON, 1976*a* and *b*; personal observations by A.L.T.). In other genera several species have monosulcate, boat-shaped pollen, e.g., see WALKER's (1971) description of his "Tribe *Malmea*". Note, however, that *Annonaceae* possessing *both* pollen character states six and seven as found in all members of the *P. hypoleuca* complex must be considered to be relatively rare (Table 1 gives all of the currently known examples).

We have examined all of the other annonaceous taxa known to us that have monosulcate, boat-shaped pollen to determine whether they also possess the additional character states that have been used to delimit the *P. hypoleuca* complex. We take a "conservative" approach in selecting taxa for pollen comparisons with the *P. hypoleuca* complex in that the pollen grains of some of these taxa bear only a faint resemblance in shape to the " boat-shaped " pollen of the complex. For example, we included in our analyses all of the taxa described by WALKER (1971*a* and *b*; 1972*b*) as having boat-shaped pollen (his "Tribe *Malmea*" and a few other examples), although the pollen shape similarity among the taxa concerned is not always absolute. For the most part, taxa with grains of the type WALKER (1971*a*) described as " boat-shaped-triangular " have been excluded from the analyses here since these bear little immediate shape (or other) resemblance to the grains of the *P. hypoleuca* complex. In the discussion section we examine the significance of considering pollen shape similarity as synapomorphic or symplesiomorphic when seeking taxa of close phylogenetic proximity to the complex.

Of the species not placed in the *P. hypoleuca* complex, those possessing heteropolar, boat-shaped pollen usually share no more than two of the other six characters by which the complex is defined (Table 1). The exceptions are discussed in detail below. In addition, all of the taxa outside of the *P. hypoleuca* complex that have monosulcate, boat-shaped pollen possess certain characters that isolate them from the complex. The following are abbreviated descriptions of these characters, given first for species of *Polyalthia* not included in the complex, and then for other genera. Characters states described in the lists below are not found within the *P. hypoleuca* complex (for the parallel states within the complex, see ROGSTAD, 1986, 1989). The lists are not exhaustive, but are presented to demonstrate that many of the taxa with pollen morphology similar to that found in the *P. hypoleuca* complex have other major morphological differences than those listed in Table 1 distinguishing them from all the members of the complex. Occasionally characters of special interest are discussed in greater detail.

Polyalthia capuronii : Peduncle bracts relatively long, rounded apically; mature petals glabrous; gynoecial portion of the torus pubescent.

P. emarginata : Leaves apically emarginate with raised midrib adaxially; leaf domatia present where the secondary veins meet the midrib on the abaxial leaf surface; mature petals glabrous; gynoecial portion of the torus pubescent.

P. heteropetala : Petals more than 6, often or usually with 3 outer, subovate petals, and 9 linear inner petals that are longer than the outer.

P. oligosperma : Peduncle bracts relatively large and narrowly obovate; mature petals glabrous.

P. oliveri : Flowers andromonoecious; petals remaining connivent; stamen connectives thin, produced conically; 2 ovules in each carpel.

P. suaveolens : Flowers andromonoecious; petals remain connivent; stamen connectives thin, irregularly produced. WALKER (1972*b*) suggested that the pollen is different from that found in the *P. hypoleuca* complex in being inaperturate and on this basis he placed it and *P. oliveri* (= *Greenwayodendron*) in his "Subfamily *Fusaea*", an interpretation followed with some reservation by HESSE et al. (1985). In contrast, LE THOMAS (1981) found the pollen of *P. suaveolens* to be aperturate. Ovules 2 per carpel.

P. stuhlmannii : Shrub not taller than 5 m; leaves relatively chartaceous; outer petals elliptic-obovate. The pollen lacunar exintine is two to five times thicker than the exine in the extra-apertural region and disappears beneath the sulcus where the endintine is evidently thickened (LE THOMAS, 1988). Stigmas thickly obconic.

Ambavia : Outer petals triangular-ovate; inner petals fleshy, keeled abaxially. Although the pollen is monosulcate with a long sulcus and heteropolar, it is unique in its asymmetrical shape : the portion of the grain on the side opposite the sulcus is irregular (LE THOMAS & LUGARDON, 1977). Further, the pollen has intine that is much thinner at the aperture (in contrast to most Angiosperms). Stamen connectives with trichomes; 2 ovules per carpel.

Anaxagorea : The pollen differs among the species and the shape may be heteropolar and slightly bilateral, ellipsoidal, or suboblate to globose (e.g., see WALKER, 1971*a*; HESSE et al., 1985; LE THOMAS & LUGARDON, 1985); hence, WALKER placed this genus in his "Subfamily *Fusaea*". Stamen connectives produced; the mature carpels are clavate follicles with 1-2 black, smooth, shining seeds that taper to a point.

Artabotrys : Climbers or scandent shrubs; inflorescences extra-axillary; inner three petals connivent basally at abscission. The pollen shape and wall features differ among the species (WALKER, 1971; LE THOMAS, 1981, 1988). Andro- and gynoecial portions of the torus pubescent; stigmas elongate; (1) 2 ovules per carpel.

Bocageopsis : Leaf epidermal cells have angular idioblasts with amorphic (silica ?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially; petals triangular-ovate. Pollen surface irregular to verrucate (WALKER, 1971*a*) with exine structure irregularly columellate (WAHA, 1985); the pollen interpreted as operculate by LE THOMAS & THANIKAIMONI (1987) but with operculum entirely ectexinous, i.e. with a thickened apertural membrane (GUINET & LE THOMAS, in press); gynoecial portion of the torus pubescent; stamen connectives constricted; ovules 2 per carpel. Although the mature carpels are globose, the placentation is basal, a combination of characters not seen in the *P. hypoleuca* complex. SETTEN & KOEK-NOORMAN (1986) report papillate trichomes on abaxial leaf surfaces for some members of this genus, and although we have been unable to confirm the occurrence of trichomes in *Bocageopsis* similar to the papillate of the *P. hypoleuca* complex, we have taken a conservative position in Table 1.

Cleistochlamys : Leaf apices rounded or emarginate; flowers sessile; sepals wholly connate, the calyx being ruptured as the floral bud develops. The pollen surface rugose-verrucate (WALKER, 1971*a*) and the pollen wall not fully columellar (LE THOMAS, 1987). Styles cylindrically elongated.

Cleistopholis : A specimen of *C. glauca* (*Leeuwenberg 6467*) has small leaf papillae somewhat similar to those found in the *P. hypoleuca* complex. The papillae of *C. glauca* differ in that they are not present on all leaves of the collection and even vary on one leaf; they also appear to interconnect irregularly. In contrast, the papillae described for the *P. hypoleuca* complex are present on all leaves, are very uniform over the entire surface of each leaf, and never interconnect. Sepals imbricate; outer petals much longer than inner; stamen thecae lateral. The pollen surface is smooth and microperforate, and the infratectal layer of the exine is granular (LE THOMAS, 1987). Stigma discoid; ovules 2 per carpel.

Cremastosperma : Leaf primary vein raised adaxially; some species cauliflorous; sepals imbricate. Pollen with columellate exine and thickened exintine lacunar at the aperture; WAHA (1986) kept this genus, based on pollen characters, in "Tribe *Malmea*" *sensu* WALKER (1971*a*). Ovule pendulous and attached near or slightly below the apex of the loculus.

Enantia : Bark and wood yellow or sulphur colored; leaves with compound stellate trichomes; inflorescences extra-axillary; only three petals per flower. LE THOMAS (1981) describes the exine architecture as being very similar to that of *P. capuronii*, which, as noted above, is virtually indistinguishable from that of the *P. hypoleuca* complex. Intine distribution was later used to interpret this pollen as pontoperculate (LE THOMAS & THANIKAIMONI, 1987). Gynoecial portion of the torus pubescent.

Ephedranthus : Leaf epidermal cells have rhombic crystals and angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially. SETTEN & KOEK-NOORMAN (1986) indicated that papillate trichomes on abaxial leaf surfaces are found in this genus, and although we have been unable to confirm the similarity between such trichomes and the papillae of the *P. hypoleuca* complex, we take a conservative stance in Table 1. Flowers unisexual; large bracts enclose the floral buds. WAHA (1985) concluded that, of the four genera of WALKER's "Tribe *Malmea*" examined by TEM, pollen from *Ephedranthus* is the closest in tectum architecture to that of *P. capuronii*. In this paper we demonstrate that this architecture is also very similar to that of the *P. hypoleuca* complex. Gynoecial portion of torus pubescent; smooth testa of seeds with fine striations perpendicular to a circumferential seed groove (seeds are very similar to those characterizing the *P. lateriflora* — *P. sclerophylla* cluster of species; ROGSTAD, 1986, 1989; SINCLAIR's Group 6, 1955).

Kingstonia : Pedicel bract present just below the calyx; sepals imbricate, connate at the base; stamens ca. 9-12; one carpel per flower; stigma peltate; ovules several in two rows; and mature pericarp thick.

Lettowianthus : Sepals elongate, with rounded apices. WALKER (1972*b*) and LE THOMAS (1981) provide evidence that the pollen of this genus is quite different from that found in the *P. hypoleuca* complex. Based on pollen characters, WALKER (1971*a*) and HESSE et al. (1985) place *Lettowianthus* in WALKER's "Subfamily *Fusaea*". Styles very elongate, clavate, prismatic, not radiating; ovules 2 per carpel.

Malmea : Leaf epidermal cells containing rhombic crystals and angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially; inflorescences extra-axillary; sepals overlap; petals rounded-oval shaped. Pollen exine reticulate, with a granular infratectal layer (WAHA, 1985). Gynoecial portion of the torus pubescent and deeply concave.

Meiocarpidium : Leaves have peltate scales; inflorescences leaf-opposed. HESSE et al. (1985) and LE THOMAS & LUGARDON (1985) suggested that the pollen is very similar to that of *Anaxagorea*. Numerous ovules per carpel; seeds asymmetrical, rounded to one side.

Monocarpia : Inflorescences extra-axillary; stigma large and discoid; numerous seeds in very large, sessile, solitary mature carpels.

Onychopetalum : Leaf epidermal cells have angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially. The leaves of some species have a fine indumentum below, but this is more irregularly distributed than found in the *P. hypoleuca* complex, and the trichomes are very short but filamentous (and see SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986). However, we have taken a conservative stance in Table 1. Sepal margins sinuate, imbricate; petals ovate; inner petals with an inflexed apex or apical appendage; stamen connectives elongated; carpels 1 (2) per flower; style cylindric; four or more ovules per carpel.

Oxandra : Leaf epidermal cells containing angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially. Leaf venation is sometimes fine in this genus, but never matches that found in the *P. hypoleuca* complex. Sepals imbricate; petals often white; stamens 6-25; anthers ending in a lanceolate ligule and with separate loculi. WAHA (1986) retained *Oxandra* in "Tribe *Malmea*" *sensu* WALKER (1971*a*), but proposed two distinct evolutionary lines of the tribe on the basis of intine distribution, which is here reminiscent of that of *Polyalthia stuhlmanii*. Mature carpels with very short stipes.

Piptostigma : Outer petals similar to the sepals in size, the inner petals much longer; andro- and gynoecial portions of the torus pubescent. Pollen with a granular exine structure (VAN CAMPO & LUGARDON, 1973); included, based on pollen features, in the "Subfamily *Fusaea*" *sensu* WALKER (1971*a*). Stigmas united; numerous ovules in each carpel.

Polyceratocarpus : Flowers andromonoecious. From pollen features, LE THOMAS (1981) placed this genus near *Meiocarpidium*. Ovules numerous in each carpel; mature seeds asymmetrical, flattened on one side.

Pseudephedranthus : Leaf epidermal cells containing rhombic crystals (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially; sepals reniform; torus conic-acute; stamen connective thin, elongated ventrally.

Pseudoxandra : Leaf epidermal cells bear angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially; sepals imbricate; petals ovate. The pollen grains are in tetrads. WALKER (1971*a*) claims that the only example of anasulcate pollen in the family is found in this genus. LE THOMAS (1981, p. 318) disagrees indicating that the furrows of all the *Annonaceae* with monosulcate pollen are distal. Ultrastructural analyses confirm the latter interpretation for pollen of *Pseudoxandra* lacking

proximally reduced exine (LE THOMAS et al., 1986). *Pseudoxandra polyphleba* pollen is verrucate (LE THOMAS et al., 1986) relative to the more psilate pollen of the *Polyalthia hypoleuca* complex. Carpels prism-shaped; ovule and seed pendulous; mature carpels with very short stipes.

Ruizodendron : Leaf epidermal cells containing rhombic crystals (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially. The leaves may have minute abaxial trichomes, but these are irregularly interconnected in a web-like fashion (and see SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986). However, we have taken a conservative position on this character in Table 1. Sepals imbricate; mature carpels depressed-globose with lateral placentation.

Unonopsis : Leaf epidermal cells containing angular idioblasts with amorphic (silica?) contents (SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1986); leaf primary vein raised adaxially; long, perenniating inflorescences may be present; petals broadly ovate, concave, and relatively thick. Pollen exine granular or somewhat irregularly columellate; very similar to *Bocageopsis* pollen (WAHA, 1985). Gynoecial portion of the torus pubescent; ovules more than one per carpel in some species.

TABLE 1 : Distribution of diagnostic character states for the *Polalthia hypoleuca* complex in other Asian species of *Polyalthia*, and in other taxa with sulcate, heteropolar, boat-shaped pollen. See text for a detailed description of the character states. Taxonomic placement of these taxa according to WALKER (1971*a*) and FRIES (1959) is indicated. + = character similar or the same; − = character different; + − = both states clearly exist in the taxon; (?) = some difficulty in interpretation exists and further investigation needed (e.g., similarity not exact; not clearly present in all members of the taxon; etc.); a conservative approach has been taken in which all such questionable character states have been scored as " + "; N = neotropical; A = African; M = from Madagascar.

CHARACTER :	POLLEN WALL FEATURES [1]	LEAF PAPILLAE	NUMEROUS 2° LEAF VEINS	2° VEINS SMALL DIAMETER	SEED RUMINATION NEDDLES	BARK WHITE	TAXON PLACEMENT [2] WALKER	FRIES
TAXON								
All species of the *P. hypoleuca* complex (Asian)	+	+	+	+	+	+	m	p
Other Asian species of the genus (pollen not sulcate, boat-shaped)	−	−	−	−	− [3]	−	m	p
African region *Polyalthia*								
P. capuronii (M)	+	−	−	−	+ (?)	−		
P. emarginata (M)	+	−	−	−	−	−		p
P. heteropetala (M)	+	−	−	−	−	−		
P. oligosperma (M)	+	−	−	−	+	−		p
P. oliveri (AF)	−	−	−	−	+	−		p
P. stuhlmanii (AF)	−	−	−	−	+ (?)	−		
P. suaveolens (AF)	−	−	−	−	+	−	f	p

TABLE 1 (continued).

CHARACTER :	POLLEN WALL FEATURES [1]	LEAF PAPILLAE	NUMEROUS 2° LEAF VEINS	2° VEINS SMALL DIAMETER	SEED RUMINATION NEDDLES	BARK WHITE	TAXON PLACEMENT [2] WALKER	FRIES
Other genera								
Ambavia (M)	−	−	−	−	−	−		
Anaxagorea (Asia-N)	−	−	−	−	−	−	f	x
Artabotrys (Asia)	−	−	−	−	−	−	u	ar
Bocageopsis (N)	−	+ (?)	−	−	+	−	m	un
Cleistochlamys (A)	−	−	−	−	−	−	h	h
Cleistopholis (A)	−	−	−	−	−	−		a
Cremastosperma (N)	+ (?)	−	−	−	+ −	−	m	a
Enantia (A)	+	−	−	−	+	−	m	ar
Ephedranthus (N)	+ (?)	+ (?)	−	−	−	−	m	a
Kingstonia (Asia)	+ (?)	−	−	−	−	−	u	p
Lettowianthus (A)	−	−	−	−	−	−	f	h
Malmea (N)	−	−	−	−	−	−	m	d
Meiocarpidium (A)	−	−	−	−	−	−	f	de
Monocarpia (Asia)	−	−	−	−	−	−	u	de
Onychopetalum (N)	−	+ (?)	−	−	+ (?)	−	m	un
Oxandra (N)	−	−	−	+ −	+ −	+ −	m	a
Piptostigma (A)	−	−	−	−	+ (?)	−	f	x
Polyceratocarpus (A)	−	−	−	−	+	−	u	un
Pseudephedranthus (N)	−	+ (?)	−	−	−	−	m	
Pseudoxandra (N)	−	−	+ −	+ −	+	+ −	m	a
Ruizodendron (N)	−	+ (?)	−	−	−	−	m	a
Unonopsis (N)	−	−	−	−	+	−	m	un

1. Tectum is psilate with medium sized perforations ; exine has short, stout, and regular columellae ; the basal layer is bipartite with an outer layer connecting the bases of the columellae, and an inner layer discontinuous, lamellar foliations.

2. Under WALKER : *Annona* Subfamily : h = *Hexalobus* Tribe. *Fusaea* Subfamily : f = a member of this small subfamily. *Malmea* Subfamily : m = *Malmea* Tribe ; u = *Uvaria* Tribe.

Under FRIES : Tribe *Unoneae* : ar = *Artabotrys* Groups ; de = *Desmos* Group ; p = *Polyalthia* Group ; un = *Unonopsis* Group ; x = *Xylopia* Group. Tribe *Uvarieae* : a = *Asimina* Group ; d = *Duguetia* Group ; h = *Hexalobus* Group ; u = *Uvaria* Group.

3. An exception, *P. suberosa*, is discussed in the text.

Table 1 includes most of the taxa known to possess one or more character states from the suite of seven under consideration. However, a few taxa that lack pollen of the shape characterizing the taxa listed in Table 1 (and hence they are not included in the table) do express one of the other character states of Table 1. One species of *Polyalthia* (*P. suberosa*) has spiniform ruminations but none of the other six characters diagnostic for the complex. Similarly, *Orophea* Blume, *Pseuduvaria* Miquel, *Popowia* Endl., and *Richella* A. Gray, have at least some species with spiniform seed ruminations. All of these taxa lack any of the other characters that unite the species of the *P. hypoleuca* complex, and differ from the complex in additional characters. Thus none of them are strong candidates for inclusion in, or as a possible outgroup to, the complex. It should be noted that KESSLER (1988, p. 11 ; pers. com.) has suggested a possible relationship of *P. suberosa* with *Orophea, Popowia*, and *Pseuduvaria*.

DISCUSSION

We have demonstrated that the pollen of all the species included in the *P. hypoleuca* complex is extremely homogeneous in both shape and pollen wall architecture. Thus these two pollen characters are highly correlated with, and can be added to, the suite of delimiting characters for the complex. If pollen shape is used as an indicator of phylogenetic relationship, several taxa must be further examined as possible candidates either for inclusion in the complex or as the sister group (outgroup) to the *P. hypoleuca* complex. As noted earlier, tribal placement of the complex is problematic, and therefore the search for such taxa has been extended beyond the genus *Polyalthia* and the tribe to which it is usually assigned (Tribe *Unoneae*). The approach here has been to examine all of the taxa known to have a similar pollen shape (although, as noted above, we have taken a "conservative" approach in that many taxa considered have only a very general similarity in pollen shape).

Similar pollen shape shared between two taxa may be due to one (or more) of several causes. Such similarity may be an artifact, although we have argued above that the pollen shape found for all members of the *P. hypoleuca* complex is not due to artifacts of pollen treatment in the sense of GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER (1984). Furthermore, we assume that the similarity of pollen shape within the complex to the pollen of the other taxa discussed here is not such an artifact, unless further evidence to the contrary is forthcoming. The possibility also exists that the same shape has been achieved in different taxa through parallel or convergent evolution. In all of these cases, it is unlikely that comparisons of the *P. hypoleuca* complex with other phylogenetically removed taxa will reveal many other similar character states. Thus, those taxa that share only general pollen shape with, but differ in a great many other characters from, the *P. hypoleuca* complex (e.g., *Anaxagorea, Artabotrys, Cleistochlamys*, etc.) may share pollen shape similarity as the result of one of the explanations above.

Finally, it is possible that morphological similarity is a result of descent from a common ancestor. The characters used to distinguish the *P. hypoleuca* complex can for the most part be considered as rare in *Annonaceae*. Such characters (or at least some of them) are either derived and the complex can be considered a monophyletic group, or the *P. hypoleuca* complex lineage is cladistically basal to some larger clade of the family and the seven relatively rare character states are all symplesiomorphic states for the clade. The latter seems unlikely.

If similarity of pollen shape between the *P. hypoleuca* complex and another taxon is a trait inherited through a common ancestral lineage, then either 1) the latter taxon diverged before the radiation of the species in the *P. hypoleuca* complex from a common ancestor that had acquired all of the traits by which the complex may be delimited, or 2) the taxon diverged from within the complex. For most of the taxa listed in Table 1, namely those possessing only one or a few of the complex-defining characters, the latter case can be considered to be more unlikely since it assumes the loss of nearly all those characters. Thus, it is most parsimonious to consider any such taxon as having diverged before the evolution of the characters that define the complex. Further, in such a case, the character states not possessed by the earlier diverging taxon lineage but found in all the members of the *P. hypoleuca* complex are then most parsimoniously interpreted as synapomorphies for the lineage leading to the complex,

thereby substantiating the monophyly of the lineage. In other words, once an outgroup is determined for the complex, synapomorphies for the complex can be designated.

However, the clarity of the placement of a taxon relative to the *P. hypoleuca* complex decreases as the number of character states from Table 1 shared between the taxon and the complex increases. For example, with a taxon sharing monosulcate, boat-shaped pollen and all but two of the character states of Table 1 with the *P. hypoleuca* complex, it is more difficult to determine whether that taxon is a sister group to, or a lineage divergent from within, the complex (an example is given in Fig. 3). While it is most parsimonious to exclude such a taxon from the complex, placing it within the complex increases the length of the resulting character change cladogram by only two steps. If only the most parsimonious case is considered, then the two characters not shared become synapomorphies for the complex. If, on other grounds, it is decided that the taxon is a clade within the now paraphyletic *P. hypoleuca* complex, then the two characters not shared by all taxa can be considered as derived in the ancestral lineage to the *P. hypoleuca* complex — taxon clade, but now lost in the taxon.

Given the above observations of characters and the discussion of taxon placement based on the sharing of character states, the taxa under consideration can be examined as candidates for inclusion in, or as the sister group for, the *P. hypoleuca* complex. The best choices are first, those taxa sharing the greatest number of character states diagnostic for the *P. hypoleuca* complex with the complex, and then, taxa that in addition have the greatest number of character states shared with, or that are the least divergent from, other characters of the *P. hypoleuca* complex.

Considering Table 1, from within the genus, the Asian complement of *Polyalthia* not placed within the complex for the most part lacks any of the seven character states in the suite. LE THOMAS (1988) demonstrated that several of these species have disulcate pollen. From the African-Madagascar region, *P. oligosperma*, and possibly *P. capuronii*, both from Madagascar, potentially share the greatest number of characters defining the *P. hypoleuca* complex. Therefore, from within *Polyalthia*, these two species are the best candidates for an outgroup for the complex.

It should be noted that the Asian *P. longifolia*, which SINCLAIR (1955) placed in his Group 1 along with three of the species included here in the *P. hypoleuca* complex, differs from the complex in both pollen shape (although it as a short sulcus) and exine characteristics (LE THOMAS, 1981). ROGSTAD (1986, 1989) also described several other characters by which *P. longifolia* differs from the members of the *P. hypoleuca* complex, and further noted it lacks all of the character states used to define the complex.

Comparisons with other genera shows that, with the exception of pollen shape, the characters diagnostic for the *P. hypoleuca* complex are not of common occurrence in Asian or African representatives of the family, and while not abundant in Neotropical taxa, they are more common in the latter. Further, it is of interest to examine whether or not the 13 genera with heteropolar, boat-shaped pollen that possess one or more of the other six characters defining the *P. hypoleuca* complex (Table 1) have been placed by previous investigators in close phylogenetic relationships with one another. For example, in WALKER's classification (1971*a*), 11 of these 13 genera were placed in his "Subfamily *Malmea*", "Tribe *Malmea*". Only one genus of this tribe, *Malmea*, lacks all of the six characters. This result indicates the other six characters may in some way be correlated with pollen shape (the major feature uniting WALKER's "Tribe *Malmea*"), and further, the relatively high concentration of these character

states in this tribe may reflect phylogenetic relationships. Examining the treatment of the family by FRIES (1959), seven of the 13 other genera are placed in Tribe *Unoneae* (in four groups), while five are placed in Tribe *Uvarieae* (in one group; one genus is not treated), and thus the distribution of these characters is not so clearly correlated with his classification system.

Concerning the question of which genera are the most likely candidates for inclusion in, or as outgroups to, the *P. hypoleuca* complex, it can be seen from Table 1 that all but two of the 22 genera listed have only one to three of the seven character states diagnostic for the complex. Of the two genera with more, *Oxandra* has four and *Pseudoxandra* has five. Although the expression of these character states is often interspecifically polymorphic in both *Oxandra* and *Pseudoxandra*, their presence in these two genera suggests a possible, relatively close phylogenetic relationship between them and the *P. hypoleuca* complex (assuming, of course, that *Oxandra* and *Pseudoxandra* are both monophyletic groups). An understanding of this relationship is complicated by the fact that, although five of the seven character states used to delimit the *P. hypoleuca* complex are found in *Pseudoxandra*, no one species of the genus has all five. In fact, we have been unable to find a single species of *Pseudoxandra* with more than three of the seven characters states. However, the question of whether the *Pseudoxandra* clade should be placed within the *P. hypoleuca* complex (thus rendering the latter paraphyletic), or treated as its sister group is not affected by this polymorphic character distribution, although, as noted above, the latter alternative is somewhat more parsimonious. The placement of *Oxandra* and *Pseudoxandra* relative to the *P. hypoleuca* complex is examined in Fig. 3.

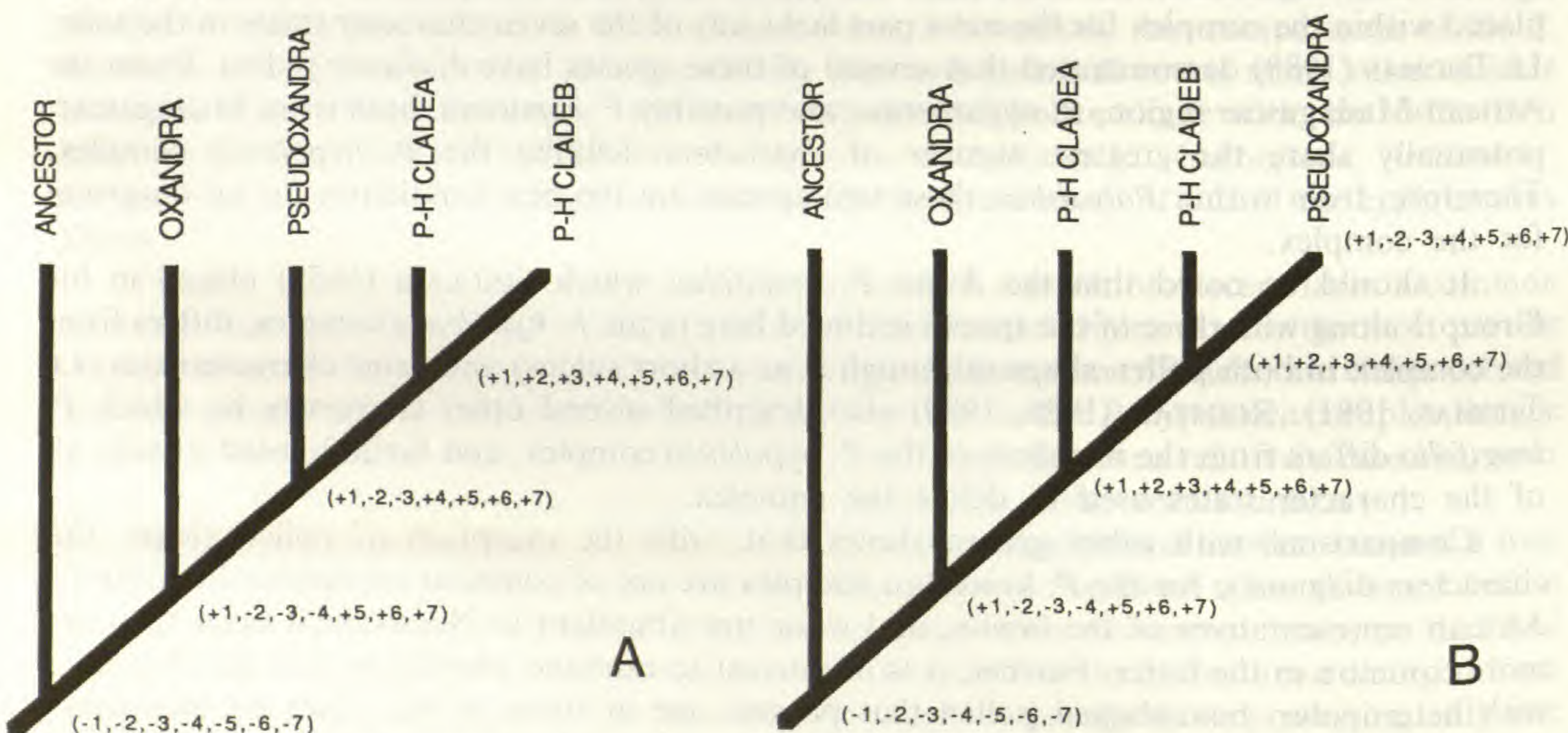


Fig. 3. — Cladograms of two phylogenetic hypotheses for the relationship of the *P. hypoleuca* complex to the best candidate (*Pseudoxandra*) as the sister-taxon to (A), or for inclusion within (B) the complex. Here, the complex has been theoretically divided for illustrative purposes into two clades, P-H Clades A and B. Fig. A is the most parsimonious cladogram for the data set, although B is only two evolutionary steps longer. Symplesiomorphic characters indicated by a −, synapomorphic characters indicated by a + : + 1 = pollen heteropolar, boat-shaped; + 2 = pollen wall features (see text); + 3 = leaf papillae; + 4 = numerous 2° leaf veins; + 5 = 2° veins small diameter; + 6 = seed rumination needles; + 7 = white bark. For further explanation, see text.

We conclude that based on the distribution of the seven character states used to diagnose the *P. hypoleuca* complex, *P. oligosperma* and *P. capuronii* from Madagascar are the most likely candidates, from *Polyalthia*, as sister taxa to the complex. When considering the entire family, *Pseudoxandra* (or perhaps the *Pseudoxandra — Oxandra* complex of species) are most parsimoniously considered to be the outgroup for the complex. With only slightly less likelihood, *Pseudoxandra* may be considered as a lineage that branched from within the *P. hypoleuca* complex. In the latter case the complex becomes a paraphyletic group. However, as *Pseudoxandra* is Neotropical and the *P. hypoleuca* complex is restricted to Malesia, the complex can be considered at the least to include all and only those members of a larger monophyletic taxon that occur in a restricted geographic region. Some of the implications of such groups are explored in ROGSTAD (1986, 1989).

That the relatively rare character states diagnostic for the *P. hypoleuca* complex find their densest distribution in a group of Neotropical taxa, occur sporadically in taxa of the African region, and are very rare among the Asian taxa (including other Asian species of *Polyalthia*), suggests that the *P. hypoleuca* complex does have closer ancestral ties with some of the Neotropical taxa (or African species including some from *Polyalthia*) than with other Asian taxa. This conclusion holds regardless of whether or not the related taxa are outgroups for, or clades within, the complex. Assuming that long-distance dispersal events are rare, such ties must be ancient, dating to the breakup of Gondwanaland or earlier. Further investigations of characters denoted with question marks in Table 1, and of new characters, are needed to bear out this hypothesis.

Monosulcate, boat-shaped pollen is found throughout the " ranalean complex " and the gymnosperms (e.g., see WALKER, 1976 ; MULLER, 1970), and using the " woody ranales " as an outgroup, this shape may be considered as a primitive character state within the *Annonaceae*. While this character state thus may be a shared primitive character (symplesiomorphy) in the family, it is correlated with several other relatively rare characters, some or all of which, as noted above, can be considered synapomorphies, and thus the conclusions reached here would not be altered.

LE THOMAS (1981) noted the similarity between the pollen of four species of *Polyalthia* from Madagascar (*P. capuronii, P. emarginata, P. heteropetala*, and *P. oligosperma*) and two congeners from Malaysia (*P. glauca* and *P. hypoleuca*), using this pattern to support a model of *Annonaceae* spread from West Gondwanaland to Asia via the tectonic drifting of India. Our results here also indicate possible related lineages that have diverged from Gondwanan origins. However, the two Malaysian species are now included in the *P. hypoleuca* complex that has some members in Papua New Guinea, and thus the spread of the lines ancestral to the *P. hypoleuca* complex by more southerly routes cannot be ruled out (RAVEN & AXELROD, 1974 ; VAN BALGOOY, 1976). Additional information on the phylogeny of the members of the *P. hypoleuca* complex may shed light on this ambiguity.

ACKNOWLEDGEMENTS : We thank, P. S. ASHTON, R. Z. GERMAN, and the Directors of Herbaria from which specimens were borrowed. We are especially grateful to M. WAHA (Institut für Botanik Universität, Vienna, Austria) for executing the SEM examinations. Thanks are also due to Ph. GUINET, P. P. LOWRY, S. L. O'KANE Jr., and P. F. STEVENS for insightful comments on drafts of the manuscript. This work was in part supported by a grant from the National Science Foundation (U.S.A. ; BSR-8218184 to S.H.R.).

REFERENCES

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1976. — Phytogeography. *In* : *New Guinea Vegetation*, K. PAIJMANS, Ed. Australian National Univ. Press, Canberra.

CANRIGHT, J. E., 1963. — Contributions of pollen morphology to the phylogeny of some ranalean families. *Grana Palynologica* 4 : 64-72.

CAVACO, A. & KERAUDREN, M., 1957. — Notes Systématiques et Biogéographiques sur les Annonacées de Madagascar et des Comores. *Bull. Jard. Bot. Etat* 26 : 59-93.

CRONQUIST, A., 1981. — *An Integrated System of Classification of Flowering Plants.* Columbia Univ. Press, New York.

DIELS, L., 1925. — Revisio Anonacearum madagascariensium. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 9 : 334-357.

ENGLER, A. & DIELS, L., 1901. — Annonaceae. *In* : *Monogr. Afrik. Pflanzenfam.*, vol. 6.

FRIES, R. E., 1959. — Annonaceae. *In* : *Die naturlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 17aII. Duncker & Humblot, Berlin, Germany.

GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., 1984. — Pollen units, pollen shape and apertural position in the Annonaceae — a reassessment. *Beitr. Biol. Pflanzen* 59 : 465-473.

GUINET, Ph. & LE THOMAS, A., in press. — Current knowledge and interpretation of the pollen characters in Annonaceae and Leguminosae subfamily Mimosoideae. *Mem. Acad. Sci. Austral., Canberra.*

HESSE, M., 1981. — Pollenkitt and viscin threads : their role in cementing pollen grains. *Grana* 20 : 145-152.

HESSE, M. & WAHA, M., 1984. — Sporoderm characters of Tetrameranthus duckei (Annonaceae) and their systematic implications. *Pl. Syst. Evol.* 147 : 323-326.

HESSE, M., MORAWETZ, W. & EHRENDORFER, F., 1985. — Pollen ultrastructure and systematic affinities of Anaxagorea (Annonaceae). *Pl. Syst. Evol.* 148 : 253-285.

HOOKER, J. D. & THOMSON, T., 1872. — The Flora of British India. Vol. 1, London.

HUTCHINSON, J., 1964. — *The Genera of Flowering Plants.* Vol. I, Oxford University Press, London.

KESSLER, P. J. A., 1988. — Revision der gattung Orophea Blume (Annonaceae). *Blumea* 33 : 1-80.

MIQUEL, F. A. G., 1865. — Annonaceae archipelagi indici. *Ann. Mus. Bot. Lugdono-Batavi* 2.

MULLER, J., 1970. — Palynological evidence on early differentiation of Angiosperms. *Biol. Rev.* 45 : 417-450.

LE THOMAS, A., 1969. — Annonacées. *Flore du Gabon*, vol. 16, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

LE THOMAS, A., 1981. — Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores* 22 (3-4) : 267-342 (first part) ; and 23 (1) : 5-36 (second part).

LE THOMAS, A., 1988. — Variation de la région aperturale dans le pollen des Annonacées. *Taxon* 37 : 644-656.

LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1976*a*. — Structure exinique chez quelques genres d'Annonacées. *In*, I. K. FERGUSON and J. MULLER, eds., *The evolutionary Significance of the exine*, Linn. Soc. Symposium Series No. 1, pp. 309-325.

LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1976*b*. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. *Adansonia*, sér. 2, 15 : 543-572.

LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1977. — Ultrastructure d'un pollen original parmi les Annonacées (Ambavia). *Bull. Soc. Bot. France* 122 : 109-111.

LE THOMAS, A., & LUGARDON, B., 1985. — Palynology. *In* : P. J. M. Maas & L. Y. Th. WESTRA, eds., Studies in Annonaceae. II. A monograph of the genus Anaxagorea A. St. Hil., *Bot. Jahrb. Syst.* 105 : 73-136.

LE THOMAS, A., MORAWETZ, W. & WAHA, M., 1986. — Pollen of palaeo- and neotropical Annonaceae : definition of the aperture by morphological and functional characters. *In* : I. K. FERGUSON & S. BLACKMORE, eds., *Pollen and Spores : Form and Function*, Linn. Soc., London, pp. 375-388.

LE THOMAS A. & THANIKAIMONI, G., 1987. — Variation de l'aperture des Annonacées : tendances palynologiques nouvelles. *Mém. Travaux. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 17 : 333-353.

LUGARDON, B. & LE THOMAS, A., 1974. — Sur la structure feuilletée de la couche basale de l'ectexine chez diverses Annonacées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 279 : 255-258.

MAAS, P. J. M., VAN HEUSDEN, E. C. H., KOEK-NOORMAN, J., VAN SETTEN, A. K. & WESTRA L. Y. Th, 1986. — Studies in Annonaceae. VII New species from the Neotropics and miscellaneous notes. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Series C, 89 : 249-278.

MORAWETZ, W. & WAHA, M., 1986. — Ultrastruktur und Systematik bei Cremastosperma und Oxandra (Annonaceae). *Akad. Wiss. Wien Sitzungsbr., Math. Naturw. Kl.*, Abt. 1, 195. Bd., 6bis 10. Heft : 309-314.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 539-673.

ROGSTAD, S. H., 1986. — *A biosystematic investigation of the Polyalthia hypoleuca complex (Annonaceae) of Malesia.* Ph. D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Mass.

ROGSTAD, S. H., 1989. — The biosystematics and evolution of the Polyalthia hypoleuca complex (Annonaceae) of Malesia, I. Systematic treatment. *J. Arnold Arbor.* 70 : 153-246.

SETTEN, A. K. VAN & KOEK-NOORMAN, J., 1986. — Studies in Annonaceae. VI. A leaf anatomical survey of genera of Annonaceae in the Neotropics. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 : 17-50.

SINCLAIR, J., 1955. — A revision of the Malayan Annonaceae. *Gard. Bull. Singapore* 14 : 149-516.

VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1973. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. *Pollen et Spores* 15 : 201-218.

VERDCOURT, B., 1969. — The status of the genus Polyalthia (Annonaceae) in Africa. *Adansonia*, sér. 2, 9 (1) : 87-94.

WAHA, M., 1985. — Ultrastruktur und systematische bedeutung des pollens bei Bocageopsis, Ephedranthus, Malmea und Unonopsis (Annonaceae). *Pl. Syst. Evol.* 150 : 165-177.

WAHA, M. & HESSE, M., 1988. — Apertures types within Sapranthus and Polyalthia (Annonaceae). *Pl. Syst. Evol.* 161 : 135-146.

WALKER, J. W., 1971*a*. — Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contrib. Gray Herb.* 202 : 1-131.

WALKER, J. W., 1971*b*. — Contributions to the pollen morphology and phylogeny of the Annonaceae. I. *Grana* 11 : 45-54.

WALKER, J. W., 1972*a*. — Chromosome numbers, phylogeny, phytogeography of the Annonaceae and their bearing on the (original) basic chromosome number of Angiosperms. *Taxon* 21 : 56-65.

WALKER, J. W., 1972*b*. — Contributions of the pollen morphology and phylogeny of the Annonaceae. II. *J. Linn. Soc., Bot.* 65 : 173-178.

WALKER, J. W., 1976. — Comparative pollen morphology and phylogeny of the ranalean complex. *In* : *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, C. B. BECK, Ed., Columbia Univ. Press, New York.

WALKER, J. W. & DOYLE, J., 1975. — The bases of angiosperm phylogeny : palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 664-723.

APPENDIX

The following herbarium specimens were used to make the morphological observations reported above. Attempts were made to examine flowering and fruiting specimens of at least 10 % of the species of a genus. Often several individuals of a species were examined, and only representative specimens are listed here. Literature information was also used to confirm and supplement these direct observations.

Anaxagora javanica Blume var. *tripetala* Corner : *Elmer 21131* (A).
A. luzonensis Gray : *Ramos BS 13623* (A).
A. petiolata R. E. Fries : *A. C. Smith 3192* (MO).
A. phaeocarpa Mart. : *Anderson 12139* (MO).
A. rufa Timmerman : *Gentry & Tillett 10883* (MO).
A. sylvatica R. E. Fries : *Mexia 5053* (MO).

Artabotrys harmandii Finet & Gagnep. : *Pierre 423* (A).
A. siamensis Miq. : *Sargent s.n.*, 16.10.1903 (MO).
A. suaveolens Bl. : *Maxwell 81-206* (MO).
A. trichopetalus Merr. : *Elmer 20489* (A).
A. zeylanicus Hooker f. & Thomson : *Saldanha 16365* ; *Waas 934* (both A).

Asimina triloba (L.) Dunal : *Rogstad 843* (MO).

Bocageopsis canescens (Spruce) R. E. Fries : *Prance et al. 5929, 8792* (both MO).
B. mattogrossensis (R. E. Fries) R. E. Fries : *Mass et al. 6242* (MO).
B. multiflora (Mart.) R. E. Fries : *Prance et al. 22714 ; Prance 25798* (both MO) ; *Silva & Rosario 5849* (A).

Cleistochlamys kirkii (Benth.) Oliv. : *Pereira & Correia 2351* ; *de Carvalho 1045* (both MO).

Cleistopholis glauca Pierre ex Engl. & Diels : *Louis 12459, 12563* ; *Leeuwenberg 6467* (all MO).
C. patens (Benth.) Engl. & Diels : *Darko 732* ; *Louis 7993* (both MO).
C. staudtii Engl. & Diels : *Bates 1568* (MO).

Cremastosperma anomalum R. E. Fries : *Correa & Dressler 887, 1060* (both MO) ; *Stern et al. 107* (A).
C. cauliflorum R. E. Fries : *Bristan 1341* ; *Lleras et al. 16879* ; *Diaz & Jaramillo 1229* (all MO).
C. gracilipes R. E. Fries : *Foster 9560* (MO).
C. macrocarpum Maas : *Liesner & Gonzalez 9763* (MO).
C. pedunculatum (Diels) R. E. Fries : *Klug 3726* (A).
C. pendulum (R. & P.) R. E. Fries : *Vigo 7251* (MO).

Enantia chlorantha Oliv. : *Bates 1959* ; *Leeuwenberg 7355* ; *Zenker 441* (all MO).
E. polycarpa (DC.) Engl. & Diels : *Baldwin, Jr. 10696* (MO).

Ephedranthus amaxonicus R. E. Fries : *Prance et al. 18787, 11555* (both MO).
E. guianensis R. E. Fries : *Gentry et al. 29075* (MO).
E. pisocarpus R. E. Fries : *Schatz et al. 732* (MO).

Kingstonia nervosa Hooker f. & Thomson : *Forest Dept. 4083* ; *Goodenough 1329* ; *S.F.N. 14946* (all SING).

Lettowianthus stellatus Diels : *Seuisei S1027* (MO).

Malmea depressa (Baill.) R. E. Fries : *Lundell 4852* (MO) ; *Croat 24646* (MO).
M. obovata R. E. Fries : *Riedal s.n.* (A).

Meiocarpidium lepidotum Engl. & Diels : *de Wilde 1942 A, 2735*; *Zenker 3602* (all MO).

Monocarpia marginalis (Scheff.) J. Sinclair : *de Vogel 4492* (MO).

Monodora myristica Dunal : Observations made on a specimen growing at the forest Research Institute, Kepong, Selangor, Malaysia.

Oncodostigma sp. : *Rogstad 920* (A).

Onychopetalum krukoffii R. E. Fries : *Krukoff 5326* (MO).
O. lanceolatum R. E. Fries : *Krukoff 6909* (MO).
O. lucidum R. E. Fries : *Krukoff 8214* (MO).

Oxandra acuminata Diels : *Croat 19729* (MO).
O. asbeckii (Pulle) R. E. Fries : *Mori & Boom 15170* (MO).
O. eneura Diels : *Croat 18738* (MO).
O. espintana (Spruce) Baill. : *Gentry, Aronson & Ramirez 26744* (MO).
O. lanceolata (Sw.) Baill. : *Curtiss 701*; *Fuertes 224*; *Proctor 36333* (all MO).
O. laurifolia (Sw.) A. Rich : *Beard 460, Duss 4180* (both MO); *Ekman 5924* (A).
O. leucodermis (Spruce) Warm. : *Liesner 6983*; *Liesner & Clark 8949* (both MO).
O. longipetala R. E. Fries : *Duke 4850*; *Gentry 3285*; *Holdridge 6213*; *Stern et al. 739* (all MO).
O. panamensis R. E. Fries : *Duke 10257* (MO).
O. xylopioides Diels : *Huashikat 1257* (MO).

Piptostigma fasciculata (De Wild.) Boutique : *Toussaint 2151*; *Germain 2396* (both MO).
P. glabrescens Oliv. : *Thomas 510* (MO).
P. pilosum Oliv. : *Thomas 4726, 4755* (both MO).

Polyalthia capuronii Cav. & Keraudren : *Capuron SF 11795* (P).
P. emarginata Diels : *Capuron 20977-SF* (P).
P. discolor Diels : *Rogstad 814, 832* (A).
P. glauca (Hassk.) Mueller : *Rogstad 939, 944, 945, 966* (all A).
P. heteropetala Diels : *Ghesquier 4942* (P).
P. hypoleuca Hooker f. & Thomson : *Rogstad 912, 916, 942* (all A).
P. lateriflora (Blume) King : *Rogstad 931* (A).
P. longifolia (Sonnerat) Thwaites : *Rogstad 960* (A).
P. multinervis Diels : *Rogstad 813, 817-819, 829* (all A).
P. oligosperma (Danguy) Diels : *Thouvenot 62* (P).
P. oliveri Engl. & Diels : *Baldwin, Jr. 10394*; *Enti 1701*; *Oldeman 856* (all MO).
P. ovalifolia S. H. Rogstad : *Buwalda 7797* (A).
P. sclerophylla Hooker f. & Thomson : *Rogstad 930* (A).
P. stuhlmannii (Engl.) Verdcourt : *Harris 3635* (MO).
P. suaveolens Engl. & Diels : *Gilbert 8500*; *Leeuwenberg 5082, 7322* (all MO).
P. suberosa (Roxb.) Thwaites : *Rogstad 844* (MO).
P. sumatrana (Miq.) Kurz : *Rogstad 508, 509, 527* (all A).

Polyceratocarpus gossweileri (Exell.) Paiva : *Breyne 752* (MO).
P. microtrichus (Engl. & Diels) Ghesq. & Pellegr. : *Zenker 478* (MO).
P. parviflorus (Bak. f.) Ghesq. : *Bos 6684*; *Jacques-Georges 16832* (MO).

Pseudephedranthus fragrans (R. E. Fries) Aristeguieta : *Maguire et al. 60189* (MO).

Pseudoxandra coriacea R. E. Fries : *Prance, Steward, Ramos & Pinheiro 11468* (MO).
P. cuspidata Maas : *C. C. Berg et al. 757*; *Prance & Sylva 58673* (both MO).
P. guianensis R. E. Fries : *A. C. Smith 2665* (MO).
P. lucida R. E. Fries : *Rimachi 2310*; *Steyermark & Delascio 129373* (both MO).
P. polyphleba (Diels) R. E. Fries : *Croat 19243* (MO) ; *Gentry, Vasquez, Andrade, Horna & Stern 28807* (MO); *Krukoff 8409* (MO); *Vasquez & Jaramillo 284* (A).

Ruizodendron ovale (R. & P.) R. E. Fries : *Begazo 61*; *Klug 3798* (both MO).

Unonopsis pittieri Safford : *Contreras 10031*; *Lent 2289* (both MO).
U. floribunda Diels : *Gentry 7452* (MO).
U. panamensis R. E. Fries : *Johnston 1643* (MO).
U. spectabilis Diels : *Maas et al. 6229* (MO).

Uvaria boniana Finet & Gagnep. : *Tsang W. T. 23823* (MO).
U. calamistrata Hance : *Lau 468* (MO).
U. confertiflora Merr. : *Elmer 21081* (A).
U. grandiflora Roxb. : *Rogstad 639* (A).
U. javana Dunal : *Elmer 20857* (MO).
U. littoralis Blume : *de Vogel 3895* (MO).
U. lucida Benth. : *Faden 74/1251*; *Pawek 12051* (both MO).
U. mendesii J. Paiva : *Mendes 629* (MO).
U. muricata Pierre & Engl. : *Gentry & Pilz 32795* (MO).
U. obanensis Bak. f. : *Talbot 1579* (MO).
U. osmantha Diels : *Mendes 673* (MO).
U. ovata A. D.C. : *Jacques-Georges 5850* (MO).
U. poggei Engl. & Diels : *Robyns 4227* (MO).
U. sabrida Oliv. : *Gossweiler 10417* (MO).
U. sofa S. Elliot : *Jacques-Georges 14602* (MO).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 279-286.

New species of *Pseudodissochaeta* Nayar and *Sonerila* Roxb. (*Melastomataceae*) from Indo-China

C. Hansen

Summary : *Pseudodissochaeta raphioides* from Laos, *Sonerila neodriessenioides* from Vietnam, and *S. tuberosa* from Cambodia are described.

Résumé : Description de *Pseudodissochaeta raphioides* du Laos, *Sonerila neodriessenioides* du Viêt-nam et *S. tuberosa* du Cambodge.

Carlo Hansen, The Botanical Museum, Gothersgade 130, DK-1123 Copenhagen K, Denmark.

I. A NEW SPECIES OF *PSEUDODISSOCHAETA* NAYAR FROM LAOS

The new species has been based on two specimens in the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris. It has tentatively been referred to *Pseudodissochaeta*, the only genus to which it shows some affinity. *P. raphioides* agrees with that genus in its narrow short-petiolate leaves arranged in two rows along slender probably arching branches, and otherwise in its slightly dimorphic and slightly unequal anthers with a dorsal spur connected with two ventral lobes (Fig. 1), and in its domed slightly humpy top of the ovary without a crown. Besides, it occurs inside the area of distribution of *Pseudodissochaeta* (Nayar, 1969).

P. raphioides has been referred to *Pseudosissochaeta* (*Dissochaeteae*) with hesitation because only buds are known, and the relationship may turn out to be wrong if the fruits appear to be capsular. In that case the species belongs in the *Sonerileae* where a new genus will have to be established for it.

P. raphioides differs from the other species in *Pseudodissochaeta* in its secretory cells, present in all vegetative parts and in the hypanthium, sepals, and petals. Externally on a leaf when observed under a lens they look like cells with raphides as in species of *Fordiophyton* and *Phyllagathis* or as the cystoliths on the leaves of the *Acanthaceae*. However in transparency at a higher magnification their content is clearly seen not to be crystals such as raphides, druses or styloids, of which druses (stellate aggregates of crystals) are common in the *Sonerileae*, but looks like an agglomerate of minute grains. Its nature has not been clarified. Their presence, readily observed on the leaf surface, distinguishes *P. raphioides* also from all other species of the *Dissochaeteae* and of the *Sonerileae*, except those species in *Fordiophyton* and *Phyllagathis* with raphides.

P. raphioides differs from the other species of *Pseudodissochaeta* also in its conspicuous indumentum and in the absence of ribs on stem or an interpetiolar ridge.

Four species (*P. assamica, P. lanceata, P. spirei, and P. subsessilis*) have large terminal

thyrses, and in its axillary inflorescence *P. raphioides* resembles only the fifth species, *P. septentrionales*. In both the inflorescence is raceme-like and composed of the central axis with (1-)2-3 nodes on its distal half with opposite one-flowered geniculate "branches", each really being a short true branch ending in a node from which springs a short-pedicelled flower.

Establishing the new genus *Pseudodissochaeta,* NAYAR (1969) seemed to have solved the relationship of a number of species described in various genera and on occasion transferred to others, but apparently alien to all. His genus has since been accepted by various authors (VELDKAMP & NAYAR, 1978; MAXWELL, 1980, 1983; VLIET, 1981), and new synonyms added. Nevertheless CHEN (1984) did not agree and included the genus in *Medinilla.* VLIET's studies of the wood anatomy in the *Melastomataceae* (1981), however, strongly support that *Pseudodissochaeta* should be accepted as a genus of its own, which shares characters with the subtribe *Dissochatinae* rather than with the *Medinillinae*. *P. rosea* (Guill.) Maxw. is capsular fruited and belongs elsewhere.

Pseudodissochaeta raphioides C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex pilis patentibus arcuatis rigidis, paucis vel pluribus cum glandula parva elongata et sparsis tantum in pagina superiore foliorum, cellulis secernentibus albidis numerosis in foliis atque inflorescentibus axillaribus brevibus et paucifloribus.

TYPE : *Poilane 26428*, Haut Laos, province du Haut Mekhong, entre Tafa et B. Houei Soi (holo-, P).

Branched shrub, 1.5-2 m high, with a dark indumentum of minute bent uni-seriate hairs and patent curved 1-2 mm long stout hairs, few to many tipped with a small elongate gland, on all vegetative parts and on hypanthium and sepals, sparse only on leaves above, and with many secretory cells in most parts. Branchlets subquadrangular to terete, dark, internodes 4-8 cm long. Leaves opposite, in two rows, isomorphic and equal in a pair; petiole 0.5-1 cm long; blade narrowly ovate to elliptic, 9-16 × 2.4-4.5 cm, tapering from about middle; base rounded to subcordate, apex long acuminate, margin entire; 3-5-nerved. Inflorescences axillary raceme-like thyrses, 2-4 cm long, with 1-2 nodes below terminal one, all with opposite 1-2 mm long branches ending in a single flower; bracts inconspicuous, subulate, less than 1 mm long, passing into a stout bristle, or reduced to a bristle. Flowers actinomorphic, 4-merous, bisexual, known only in bud. Hypanthium cup-shaped, ca. 4 × 2 mm. Sepals narrowly triangular, ca. 1 mm long. Petals in bud with apical hairs as hypanthium, white (according to label). Stamens 8, subisomorphic, unequal; anthers (in bud) 3 and 3.7 mm long, connective in both with a dorsal spur and two ventral lobes, but largest and slightly different in structure in the larger anthers; pore 1. Ovary 4-locular, about half as long as hypanthium and adnate to it for its whole length, anther pockets half-way to base, crown absent, top of ovary flat, but slightly humpy, glabrous; placentas protruding into locules. Fruit and seeds unknown. — Buds and flowers in June. — Fig. 1.

HABITAT : Clayey shaly fertile soil in forest at 500-600 m altitude.

DISTRIBUTION : Laos (Houa Khong). Annam, the locality given on *d'Alleizette s.n.* is probably wrong.

SPECIMENS STUDIED : *D'Alleizette s.n.*; *Poilane 26428*.

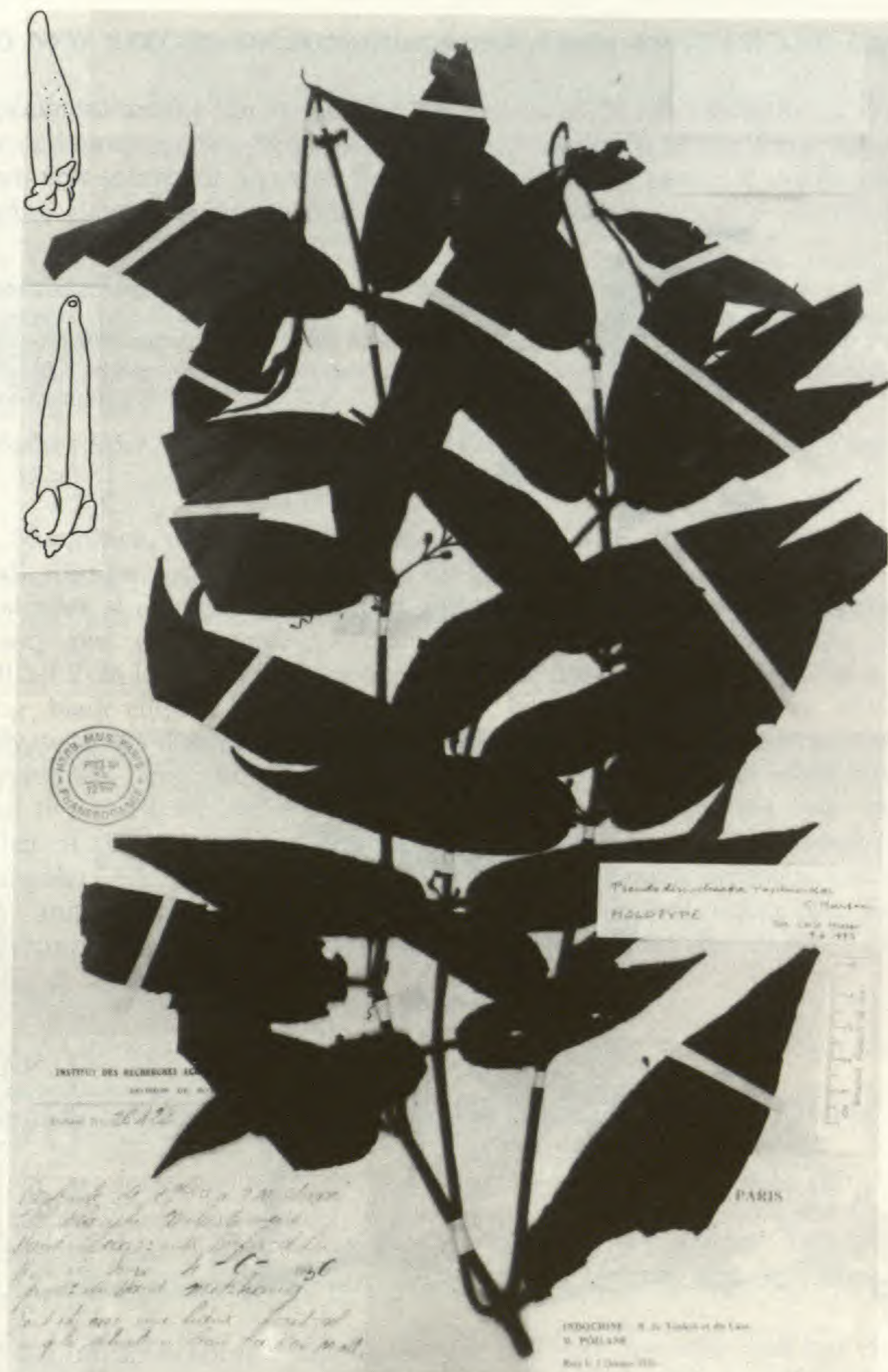


Fig. 1. — **Pseudodissochaeta raphioides** C. Hansen : plant with stamens from young bud inserted, upper one an epipetalous stamen in dorsal view, lower one an episepalous stamen in ventral view, both × 8. (*Poilane 26428*).

Fig. 2. — **A, Sonerila neodriessenioides** C. Hansen; **B, Sonerila tuberosa** C. Hansen.

II. TWO NEW SPECIES OF *SONERILA* ROXB. FROM VIETNAM AND CAMBODIA

Two specimens among the material of the *Sonerileae*, kindly placed at my disposal by the Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, have appeared to represent two new species of *Sonerila*. Both are unique in the genus, *S. neodriessenioides* in its peltate hyaline glands, *S. tuberosa* in its tuberous habit.

Sonerila neodriessenioides C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex parvus dichotome ramosissimus foliis pusillis leviter triplinervibus aequigeminatis atque fructibus (1-)2(-3) in apice pedunculorum filiformium terminalium lectis. Glandibus minutis peltatis hyalinis 6-8-cellularibus recognabilis.

TYPE : *Poilane 32537*, Indochine, Annam, province du Darlac, massif du "Chu' Yang Sinh" (holo-, P).

Shrub, 50 cm high, dichotomously much-branched, with minute peltate 4-8-celled hyaline glands on all younger vegetative parts and an additional indumentum only on leaf margin. Branchlets slender, 4-angular and 4-ribbed, purplish brown; ribs confluent two and two in a U-shaped way just above nodes, swollen on older branches and finally disappearing; internodes 0.5-1.2 cm long. Leaves opposite, decussate, isomorphic and equal in a pair; petiole 0.4-1 cm long; blade elliptic, 1.5-2.2 × 0.9-1.2 cm; base and apex acuminate, margin revolute, entire basally, with 4-5 distant teeth passing into a short hair distally; 3-plinerved with lateral nerves diverging 0.5-1 mm above base, nerves indistinct above, distinct below but lateral ones only in basal two thirds of leaf. Flowers unknown. Infructescence 3 cm long, with (1-)2(-3 ?) fruits together at the end of a ca. 1.5 cm long filiform peduncle. Old fruit 3-merous, cup-shaped, triangular, 3.5 × 2.5 mm, composed of the hypanthium persistent except for upper narrow rim, and of the dehisced capsule with the accrescent wedge-like valves slightly exceeding hypanthium and surrounding an apical obpyramidal depression. — Old fruits in April. — Fig. 2, *A*.

HABITAT : Granitic soil covered with old forest at more than 2000 m altitude.

DISTRIBUTION : Vietnam (Annam), known only from the type collection.

NOTES : *S. neodriessenioides* is the first species of *Sonerila* in which hyaline glands are known, and it may be recognized solely by their presence. Such glandular hairs in a number of other genera have been treated by HANSEN (1985). The glands in *S. neodriessenioides* are peltate and 4-8-celled, and resemble very much those in *Neodriessenia* Nayar (HANSEN, 1985, fig. 1, *C*).

Half of the infructescences available has one fruit left, the other half has two fruits, but most have an additional scar, so there may have been up to three flowers. There seems to have been no definate arrangement, but a much reduced scorpioid cyme is the more likely type of inflorescence.

The uppermost rim of the hypanthium perishes at or after the dehiscence of the fruit. The dissection of the fruit showed that most of each valve was adnate to the hypanthium, but also that a narrow marginal part was free, where the anther pockets were. Their depth was not observable.

The central column is beaked, and the beak is entire. The placentas are narrow vertically elongated ridges, sessile above becoming stalked towards the base.

Sonerila tuberosa C. Hansen, *sp. nov.*

Herba altitudine paucorum centimetrorum tubere parvo cum indumento denso crasso pilorum crisporum bruneolorum unde emergunt aliqua folia sessilia vel subsessilia valde reducta et plus minusve transformata cum setis marginalibus rufescentibus longis, pauca folia normalia longepetiolata et cyma scorpioidea scaposa.

TYPE : *Poilane 14173*, Cambodge, prov. : Stung Treng, entre Changoeur et Ta Tran (holo-, P).

Acaulescent herb, ca. 6 cm high. Rhizome a slightly bulb-shaped tuber, 2-4 mm long and wide, completely covered with a dense 0.5 mm thick layer of pale brown intertwined curly hairs from which emerge singly at various places either much reduced leaves (several a tuber), or ordinary leaves (1-2 a tuber) or scapose inflorescences (1(-2?) a tuber). Reduced leaves sessile or short-petiolate, very broadly cordate to reniform, ca. 1-5 mm long and wide, reddish brown, with very conspicuous 1-3 mm long reddish brown bristles on margin (ciliate) and sometimes also above and below, or sometimes with an indumentum intermediate between this and that of ordinary leaves. Ordinary leaves with a petiole of 3-4 cm, very broadly ovate to orbicular, ca. (0.5-)1.6-2 cm long and wide; base very broadly cordate, apex very broadly rounded, margin entire to subdenticulate; 7-nerved, all nerves indistinct and only middle one reaching apex; petiole and blade with up to 3 mm long thin curly whitish hairs, sparsest on blades above. Peduncle ca. 5 cm long passing into an up to 2 mm long few- to several-flowered scorpioid cyme, elongating to 10 mm long in old fruit, peduncle and scorpioid branch clothed as leaves; bract subtending inflorescence similar to reduced leaves on tuber, or much more reduced, bracts subtending flowers reduced to long reddish brown bristles; pedicel from 3 mm long in flower to 5 mm long in old fruit, glabrous. Flowers 3-merous, actinomorphic, bisexual. Hypanthium narrowly campanulate, ca. 3.5 × 1 mm, subtriangular, thin-walled, glabrous. Sepals triangular, pointed into a short bristle, connate for 0.1 mm, lobes 0.8 mm long, glabrous, persistent in mature fruit. Petals elliptic, 5 × 2.7 mm, apiculate, thin, pink. Stamens 3; filaments 4 mm long, glabrous; anthers narrowly ovate and tapering in lateral view, narrowly triangular with a cordate base in ventral view, 3.9 mm long, yellow, connective indistinct, inappendiculate, pore 1 (or incompletely 2) on ventral side of apex. Ovary 3-locular, three quarters the length of hypanthium crown excluded and adnate to it for most of its length, anther pockets uncertain, but at least not deep, crown of 3 thin not connate lobes, top of ovary and crown glabrous; placentas sessile vertically much elongated ridges. Style ca. 8 mm long, glabrous, stigma inconspicuous. Mature fruit turbinate, ca. 4.5 × 1.5 mm, triangular, all parts thin, sepals dull brown, hypanthium glossy light greyish brown on apical half, wrinkled and dull brown on basal half. Seeds obovate, rounded, ca. 0.3 mm long, slightly rough, minutely beaked, light brown, with a wide oblique raphal area basally, strophiole inconspicuous, brown. — Flowers and fruits in November. — Fig. 2, *B*; 3.

HABITAT : Collected below large rocks.

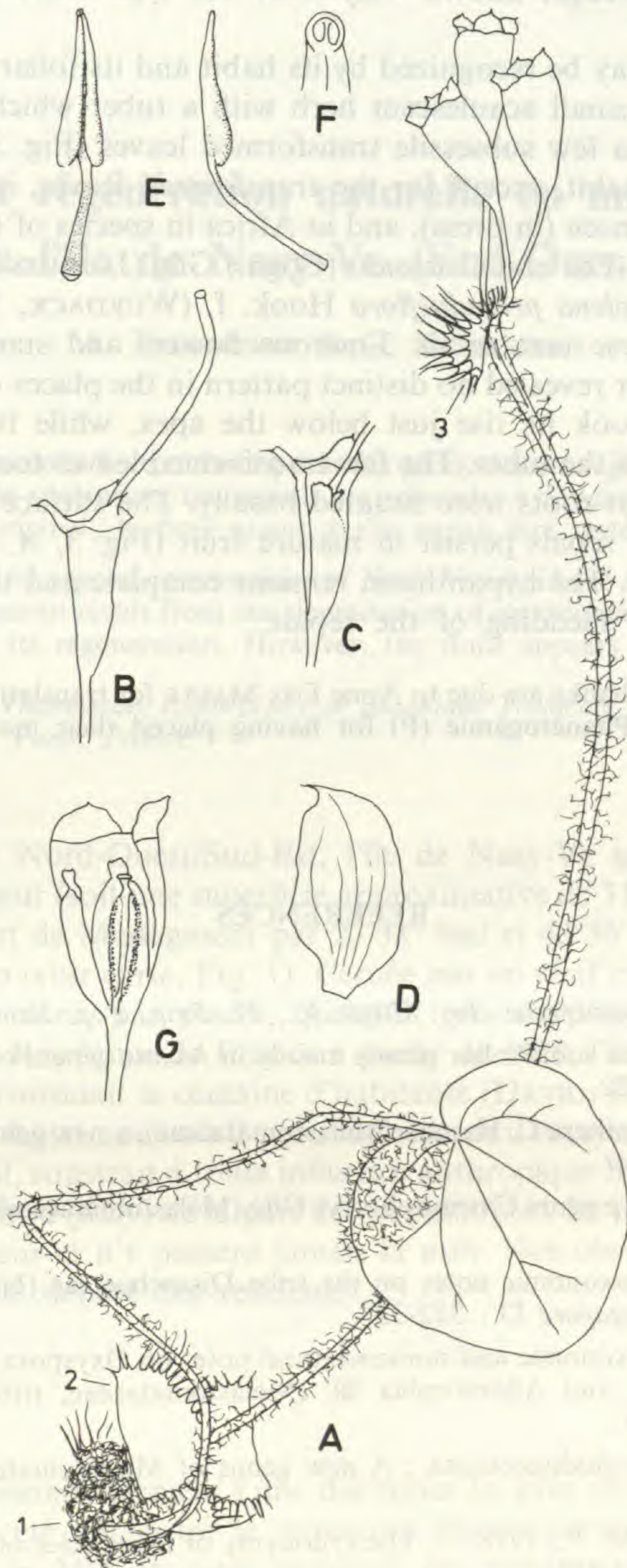


Fig. 3. — **Sonerila tuberosa** C. Hansen : **A**, whole plant with mature fruits; 1, tuber covered with dense indumentum, 2, transformed leaf (folded), 3, bract; **B**, flower with petals and stamens removed; **C** (as B, but one side of hypanthium removed), showing top of ovary with crown lobes; **D**, petal; **E**, stamen, ventral and lateral views; **F**, apex of anther, ventral view; **G**, fruit (one side of hypanthium removed), showing the placental column with the ridge-like placentas (A, × 2.5; B-E & G, × 4; F, × 16.5).

DISTRIBUTION : Cambodge, known only from the type collection.

NOTES : *S. tuberosa* may be recognized by its habit and its foliar dimorphism (Fig. 3, *A*). *S. tuberosa* is a very small acaulescent herb with a tuber which produces 1(-few) long-petiolate ordinary leaves, a few subsessile transformed leaves (Fig. 3, *A*2) and 1(-2) scapose scorpioid cymes. Such a habit, except for the transformed leaves, is known in Asia only in *Tylanthera tuberosa* C. Hansen (in press), and in Africa in species of *Cincinnobotrys* Gilg, e.g., *C. pulchella* (Brenan) Jacq.-Fél. and *C. acaulis* (Cogn.) Gilg (JACQUES-FÉLIX, 1976). In America it seems to occur in *Monolena primulaeflora* Hook. f. (WURDACK, 1980, fig. 9). *S. tuberosa* differs markedly from these taxa in its 3-merous flowers and staminal morphology.

The study of one tuber revealed no distinct pattern in the places of insertion of leaves and inflorescence. The latter took its rise just below the apex, while two ordinary leaves were inserted close to the base of the tuber. The few transformed leaves took their rise at apparently random places. A few stout roots were situated basally. The surface of the tuber was smoth.

The hypanthium and sepals persist in mature fruit (Fig. 3, *A, G*). After dehiscence no further changes take place. The hypanthium remains complete and thin until a general decay starts beginning with the shedding of the sepals.

ACKNOWLEDGEMENTS : Thanks are due to Anne FOX MAULE for translating the diagnoses into Latin, and to the Laboratoire de Phanérogamie (P) for having placed their material at my disposal.

REFERENCES

CHEN, C., 1984. — Melastomataceae. *In* : CHEN, C., *Fl. Reip. Pop. Sinicae* 53 (1) : 135-293.

HANSEN, C., 1985. — Notes on some foliar glands mainly in Asiatic genera of the Melastomataceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 106 : 15-22.

HANSEN, C., in press. — Tylanthera C. Hansen (Melastomataceae), a new genus of two species endemic to Thailand. *Nord. J. Bot.*

JACQUES-FÉLIX, H., 1976. — Le genre Cincinnobotrys Gilg (Mélastomatacées). *Adansonia*, sér. 2, 16 : 355-377.

MAXWELL, J. F., 1980. — Taxonomic notes on the tribe Dissochaeteae (Naud.) Triana (Melastomataceae). *Gard. Bull. Singapore* 33 : 312-327.

MAXWELL, J. F., 1983. — Taxonomic and nomenclatural notes on Oxyspora DC., Anerincleistus Korth., Poikilogyne Baker f., and Allomorphia Bl. (Melastomataceae, tribe Oxysporeae). *Gard. Bull. Singapore* 35 : 209-226.

NAYAR, M. P., 1969. — Pseudodissochaeta : A new genus of Melastomataceae. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 65 : 557-568.

VELDKAMP, J. F. & NAYAR, M. P., 1978. — The synonymy of the species of Anplectrum (Melastomataceae). *Blumea* 24 : 431-435.

VLIET, G. J. C. M. VAN, 1981. — Wood anatomy of the palaeotropical Melastomataceae. *Blumea* 27 : 395-462.

WURDACK, J. J., 1980. — 138. Melastomataceae. *In* : HARLING, G. & SPARRE, B., *Flora of Ecuador* 13, 405 p., Göteborg & Stockholm.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 287-294.

Végétation et régénération naturelle en milieu xérique : exemple de l'île de Nosy-Ve (Sud-Ouest malgache)

M. Thomasson & G. Thomasson

Résumé : Inventaire de la flore et description des groupements végétaux de l'île. Origine possible de l'état actuel de la végétation, qui semble correspondre à des stades dégradés et persistants du fourré xérophile originel; la flore quant à elle paraît être restée à peu près intacte.

Summary : Flora and vegetal communities of Nosy-Ve island are described. At the present day, the vegetation seems to result from the degradation of an original xerophilous thicket without any possibility of its regeneration. However, the flora appears about undamaged.

Marc & Geneviève Thomasson, Laboratoire de Botanique Tropicale, Université P. & M. Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Etirée selon un axe Nord-Ouest/Sud-Est, l'île de Nosy-Ve mesure environ 1400 m de longueur et 350 m de largeur (soit une superficie approximative de 31 ha) et culmine à 9 m. Elle se situe dans le Sud-Ouest de Madagascar par 23°38′ Sud et 43°36′ Est, à 4 km de la côte au large du village d'Anakao (voir carte, Fig. 1). Cernée par un récif corallien, elle est constituée essentiellement de sables avec, par places, quelques grès de plage.

Occupée par la Vice-Résidence de France à partir de 1888, l'île fut abandonnée en 1897 alors que sa population avoisinait la centaine d'habitants (David, 1939). Depuis cette époque, l'île est restée inoccupée. Aussi nous a-t-il paru intéressant d'essayer de voir le comportement de son peuplement végétal, soustrait à toute influence anthropique depuis près d'un siècle : l'île est en effet l'objet d'un tabou (*fady*) de la part des populations; les pêcheurs y faisant escale ne pénètrent guère à l'intérieur et n'y passent jamais la nuit. Nos observations ont été faites en 1987, soit 90 ans après le départ des résidents.

LE MILIEU

Nosy-Ve occupe vraisemblablement l'une des zones les plus sèches de Madagascar : c'est en effet à Anakao qu'a été enregistré le minimum pluviométrique du pays avec 235 mm (Koechlin et al., 1974, p. 246). A cette pauvreté des précipitations s'ajoute leur grande irrégularité : non seulement de fortes variations pluviométriques s'observent d'une année à l'autre, mais encore les pluies peuvent se produire à n'importe quelle période de l'année, généralement sous formes d'averses brèves et violentes. Cette aridité est encore aggravée par deux facteurs :

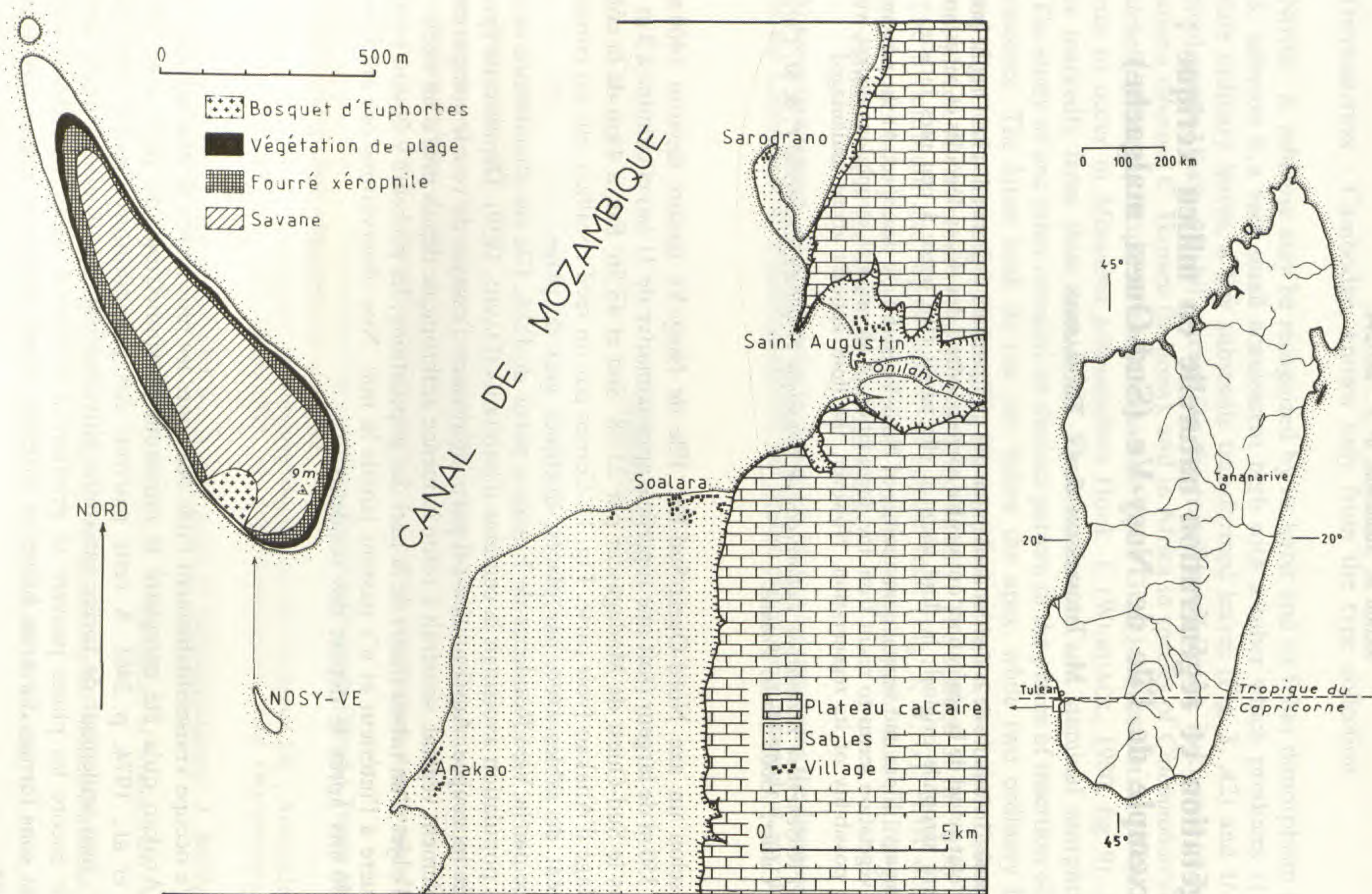


Fig. 1. — Carte de localisation de l'île de Nosy-Ve et répartition de ses groupements végétaux.

— L'absence d'eaux souterraines peu profondes (les résidents avaient été contraints d'édifier des citernes ; ils avaient par ailleurs introduit quelques pieds de *Cocos nucifera* L. et de *Casuarina equisetifolia* L. qui n'ont pas survécu à leur départ, le sol de l'île ne renfermant pas l'humidité nécessaire à la survie de ces deux espèces).

— Les vents, qui peuvent être violents pendant la saison sèche de mai à septembre où ils atteignent fréquemment la force 7 à 8.

Les températures sont vraisemblablement voisines de celles enregistrées à la station météorologique de Tuléar, distante de 30 km : moyenne annuelle proche de 24° avec une amplitude thermique d'environ 7°.

Les sols, développés sur matériaux sableux, sont bruts à peu évolués.

OBSERVATIONS

Nosy-Ve fait partie du Domaine phytogéographique du Sud au sens de HUMBERT (1955), dans lequel la végétation climacique est représentée par un fourré xérophile. La végétation de l'île, peu variée, montre, outre un groupement de plage et une savane, un faciès de ce fourré xérophile (cf. carte, Fig. 1)

La végétation de la plage forme une ceinture à peu près continue qui se réduit par places du côté Ouest, là où les dunes sont érodées par la mer. Les espèces dominantes sont : *Sporobolus virginicus, Ipomoea pes-caprae, Scaevola plumieri* et *Suriana maritima.* Les accompagnent, moins fréquentes : *Atriplex perrieri, Thespesia populnea, Dodonaea viscosa* (à la pointe Sud de l'île), *Launea pinnatifida* (vers le Nord-Ouest de l'île) et *Cyperus crassipes. Sclerodactylon macrostachyum* se mêle par places aux espèces précédentes. Un peuplement de *Salsola littoralis* couvrant quelques m² est développé vers le Sud-Est de l'île.

Ce groupement ne présente aucun caractère particulier et est très comparable à ce qu'on peut voir aux environs de Tuléar (THOMASSON, 1981) ; tout au plus peut-on noter sa relative richesse floristique (11 espèces rencontrées sur 3 km de plage) et la présence du *Launea pinnatifida* qui fait défaut sur les plages environnant Tuléar.

A ce groupement fait suite, vers l'intérieur, une végétation de type fourré de largeur et de densité variables où on trouve :

— Arbustes et buissons : *Poupartia minor, Salvadora angustifolia, Azima tetracantha, Boscia longifolia, Zygophyllum depauperatum, Lasiosiphon decaryi* var. *littoralis, Tephrosia leucoclada, Psiadia coarctata* et *Hyphaene shatan.*

— Lianes : *Leptadenia reticulata* et *Marsdenia cordifolia.*

— Herbacés : *Sclerodactylon macrostachyum* et *Panicum pseudovoeltzkowii.*

La flore de ce fourré est très comparable à celle occupant les dunes littorales de la grande terre de part et d'autre d'Anakao ; elle est toutefois un peu moins variée. Cette végétation est par ailleurs fortement marquée par l'action des vents et ne dépasse guère 1 m de hauteur ; les espèces normalement arbustives sont nanifiées et ramifiées près du sol. *Euphorbia stenoclada*, hôte habituel de ce milieu, fait défaut sauf dans la partie Sud-Ouest de l'île (Fig. 1) où il forme

un peuplement pratiquement pur d'individus de port et de hauteur normaux surmontant un tapis discontinu de *Sclerodactylon macrostachyum.* Ce bosquet d'Euphorbes correspond en fait au cimetière de la Résidence ; nous y reviendrons plus loin.

Tout l'intérieur de l'île est occupé par une savane à *Tricholaena monachne*, parfois mélangé au *Sclerodactylon macrostachyum* dans les parties périphériques, avec par places des plages d'*Heteropogon contortus*. Cette dernière espèce habite généralement l'Ouest subhumide de Madagascar mais existe aussi dans certaines stations du Sud (BOSSER, 1969) ; toutefois, elle paraît absente des environs d'Anakao et on peut se demander si elle n'aurait pas été introduite à Nosy-Ve en raison de sa valeur fourragère.

Pour compléter le tableau ci-dessus, on peut signaler, au milieu des restes des bâtiments de l'ancienne Résidence, *Phyllanthus* cf. *maderaspatensis* (qu'on trouve sur des terrains dénudés dans le Sud malgache), *Boerhavia diffusa, Heliotropium sp.* (qui sont deux espèces rudérales), *Agave rigida, Pithecellobium dulce* (qui ont été plantés ici) et *Tamarindus indica* (qui, lui aussi, a vraisemblablement été planté : son habitat naturel, dans le Domaine du Sud, paraît être limité aux forêts ripicoles, et si on le trouve assez fréquemment sur les cordons dunaires littoraux, sa présence semble y être d'origine anthropique).

DISCUSSION

LA VÉGÉTATION

Un double problème se pose quant à l'origine et à la signification de la végétation actuelle. Aucune donnée ne permet de savoir quelle fut la végétation originelle de Nosy-Ve avant sa découverte. Nous tenons pour certain toutefois que cette végétation, au moins dans la partie centrale de l'île, fut considérablement dégradée à la fin du siècle dernier puisque la densité de sa population avoisina 300 habitants au km². Il est vraisemblable que le seul endroit relativement épargné fut le cimetière. Peut-être également la frange littorale de la végétation originelle ne fut-elle que peu touchée. Toujours est-il que la savane centrale à *Tricholaena monachne* ne saurait en aucun cas être considérée comme naturelle : en effet, les formations herbeuses (où par ailleurs l'espèce dominante est généralement le *Cynodon dactylon* Pers.) qui existent de-ci de-là le long du littoral du Sud malgache semblent toutes d'origine anthropique. On peut toutefois s'interroger sur les causes de la persistance de cette savane, qui reste exclusivement herbeuse, et ce en l'absence de tout incendie. Le climax des terrains sableux littoraux du Sud malgache étant représenté par un fourré xérophile clair de composition floristique voisine de celle du fourré ceinturant l'île, on peut s'étonner que les espèces de ce fourré — ou au moins certaines d'entre elles — n'aient pas entrepris la recolonisation de la partie centrale, et ceci depuis près d'un siècle.

Le cas d'*Euphorbia stenoclada* est typique à cet égard. Le bosquet actuel occupe environ 1 ha et semble remarquablement stable : ses limites et son aspect n'ont apparemment pas changé, au moins depuis 1939, date à laquelle DAVID a publié une carte et des photographies. Or il s'agit là d'une des espèces — sinon de l'espèce — les plus abondantes dans le fourré des cordons dunaires littoraux du Sud-Ouest malgache (RABESANDRATANA et al., 1976 ; THOMAS-

SON, 1982). Cette abondance atteste la vigueur de cette espèce et on pourrait la croire particulièrement apte à étendre ses peuplements.

Nous avons mesuré, à 15 cm au-dessus du sol, les circonférences des troncs de 200 individus afin de préciser la structure de la population d'Euphorbes du cimetière de Nosy-Ve. Les résultats (voir l'histogramme, Fig. 2) font apparaître une faible proportion de jeunes individus par rapport aux individus d'âge moyen, et la quasi-absence de semis (5 individus seulement avaient moins de 1 cm de diamètre). Ceci traduit les difficultés que connaît cette espèce dans sa régénération qui ne se fait que très lentement, vraisemblablement en raison de l'aridité du milieu.

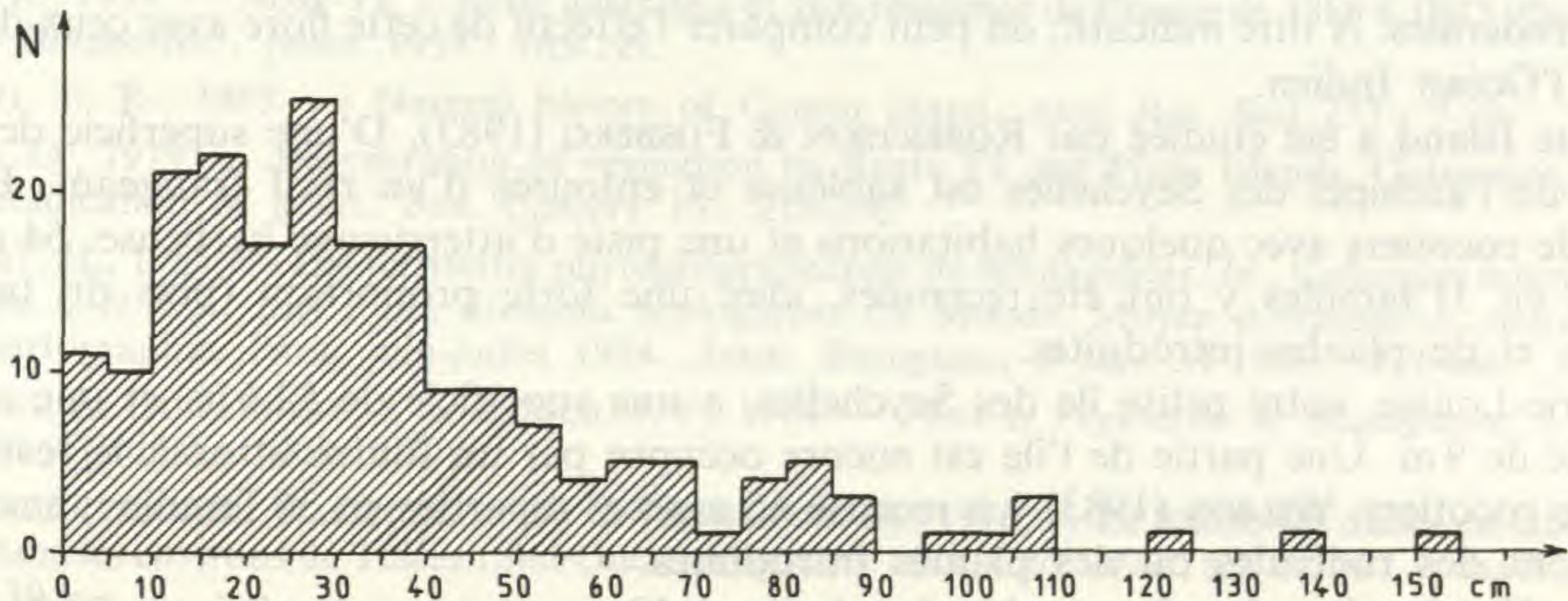


Fig. 2. — Histogramme des fréquences absolues (N) des différentes classes de circonférence des troncs (classes de 5 cm) pour un échantillon de 200 individus d'*Euphorbia stenoclada.*

Toutefois, cette lenteur de la régénération ne peut, à elle seule, justifier la stabilité du bosquet d'*Euphorbia stenoclada*. La non-colonisation des étendues voisines par cette espèce pourrait résulter également d'une pression concurrentielle de la part du peuplement graminéen, phénomène qui expliquerait par ailleurs la non-installation dans cette savane des autres espèces ligneuses présentes sur l'île.

On peut enfin invoquer une autre raison au manque d'ardeur colonisatrice de la flore ligneuse de Nosy-Ve, et nous faisons nôtres ces quelques lignes de HAMAN (1979) au sujet de la régénération de la végétation de l'île de Santa Fé (Galapagos) où le climat est comparable à celui du Sud malgache : « On the island some of the species occur in such low numbers that they have not yet been able to build up populations large enough to allow them to participate in recolonisation. This, and may be the severity of the environment, appears to be the limiting factor for the further multiplication and spread of many of the species on Santa Fé ».

Que signifie au juste le peuplement d'*Euphorbia stenoclada*? Nous pensons qu'il faut y voir une relique de la végétation qui peuplait la partie centrale de l'île ; cette espèce aurait été épargnée en tant qu'ombrage du cimetière et les espèces accompagnatrices auraient quant à elles été éliminées pour la mise en place des sépultures. Ainsi, la végétation actuelle semble correspondre aux restes très dégradés, sauf sur le pourtour de l'île, du fourré xérophile qui vraisemblablement couvrait la totalité de la superficie de Nosy-Ve avant l'occupation humaine. Il n'est pas impossible que ce fourré ait été mis en place à la faveur d'un climat plus humide que l'actuel ; l'absence de tout dynamisme colonisateur de la part des ligneux résiduels pourrait

ainsi être imputée aux conditions mésologiques, facteurs physiques (aridité) et biotiques (concurrences interspécifiques et faibles effectifs des populations ligneuses actuelles) confondus et pose le problème plus général de la régénération *sensu lato* de la végétation du Sud malgache.

La flore

La florule de Nosy-Ve compte, réparties en 21 familles, 32 espèces de Phanérogames (auxquelles on peut ajouter divers *Roccella* épiphytes), dont au moins 3 ont été plantées et 2 sont des rudérales. A titre indicatif, on peut comparer l'effectif de cette flore avec ceux d'autres îlots de l'Océan Indien.

Platte Island a été étudiée par Robertson & Fosberg (1983). D'une superficie de 65 ha, cette île de l'archipel des Seychelles est sableuse et entourée d'un récif frangeant. Elle est plantée de cocotiers avec quelques habitations et une piste d'atterrissage herbeuse. 64 espèces réparties en 31 familles y ont été recensées, avec une forte proportion (plus du tiers) de rudérales et de plantes introduites.

Marie-Louise, autre petite île des Seychelles, a une superficie de 52,6 ha et une altitude maximale de 9 m. Une partie de l'île est encore occupée par un fourré littoral, le reste étant planté de cocotiers. Wilson (1983) y a recensé 65 espèces réparties en 36 familles ; environ la moitié sont des rudérales ou des plantes introduites.

L'île Cousin, dans le même archipel, culmine à 58 m et a une superficie de 27,2 ha dont une partie est plantée de cocotiers. Fosberg (1983) y a recencé 48 espèces qu'il considère comme autochtones, réparties en 23 familles.

De par leur situation plus proche de l'équateur (entre 4° et 6° de latitude Sud), ces 3 îles connaissent un climat beaucoup moins contraignant que celui du Sud malgache, avec des précipitations bien supérieures ; l'emprise humaine (cocoteraies) y est certes importante, mais guère plus qu'elle ne le fut à Nosy-Ve, qui par ailleurs n'en garde que peu de traces, au moins dans sa flore (on peut s'étonner en particulier de l'absence d'espèces comme *Euphorbia hirta* L., *Tribulus terrestris* L., *Tridax procumbens* L., très fréquentes sinon obligatoires près de tout établissement humain de la région). En fait, la flore de Nosy-Ve a une richesse presque comparable à celle des 3 îlots seychellois pris en exemple. Fut-elle plus variée par le passé ? La proximité immédiate de la grande terre laisse à penser qu'une flore plus abondante aurait pu coloniser l'île. Toutefois, les conditions stationnelles y sont telles qu'on peut estimer à moins d'une centaine le nombre d'espèces candidates potentielles à cette colonisation (espèces peuplant les plages et les cordons dunaires littoraux fixés) ; environ un tiers de ce lot s'est implanté dans l'île, ce qui est remarquable eu égard à un ensemble de facteurs qui tous s'opposent à la mise en place d'une flore variée :

— Effectif réduit de la flore adaptée aux conditions de l'île.

— Caractère récent et manque de variété des sols.

— Superficie réduite de l'île.

— Situation de l'île aux vents dominants de la grande terre (qui sont de secteur Sud-Ouest), ce qui représente un obstacle à la dissémination des espèces anémochores.

— Aridité du milieu, qui rend difficile l'implantation et la survie des espèces.

En définitive, il est vraisemblable que la flore de Nosy-Ve n'a guère dû être plus diversifiée, même si on tient compte de l'influence de l'homme qui, en dégradant la végétation primitive de l'île, a pu éliminer certaines espèces.

BIBLIOGRAPHIE

BOSSER, J., 1969. — Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar. *Mém. ORSTOM* N° 35, Paris, 440 p.

DAVID, R., 1939. — Nosy-Ve, « islette australe » et vice-résidence de France de 1888 à 1897. *Rev. de Mad. (Tananarive)*, juillet 1939 : 105-129.

FOSBERG, F. R., 1983. — Natural history of Cousin island. *Atoll Res. Bull.* 273 : 7-38.

HAMAN, O., 1979. — Regeneration of vegetation on Santa Fé and Pinta Islands, Galapagos, after the eradication of goats. *Biol. Conserv.* 15 : 215-236.

HUMBERT, H., 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In* : Colloques internationaux du C.N.R.S., LIX : Les divisions écologiques du Monde. Moyen d'expression, nomenclature, cartographie, Paris, juin-juillet 1954. *Année Biologique*, 3e sér., 31 (5-6) : 439-448.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MORAT, P., 1974. — *Flore et Végétation de Madagascar*. J. CRAMER, ed. (Vaduz), 1 vol., 687 p.

RABESANDRATANA, R., RAKOTOZAFY, A. & THOMASSON, M., 1976. — Le fourré des dunes de sables blancs dans les environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Ann. Univ. Mad.*, sér. Sc. nat. et math., 13 : 117-130.

ROBERTSON, S. A. & FOSBERG, F. R., 1983. — List of plants collected on Platte Island, Seychelles. *Atoll Res. Bull.* 273 : 157-164.

THOMASSON, M., 1981. — Groupements végétaux de la plaine de Tuléar (Sud-Ouest malgache). La plage et les dunes vives littorales. *Mad. Rev. de Géo.* 38 : 53-66.

THOMASSON, M., 1982. — Groupements végétaux de la plaine de Tuléar (Sud-Ouest malgache). Les groupements sur sables jaunes. *Mad. Rev. de Géo.* 40 : 65-82.

WILSON, J. R., 1983. — Ecology of Marie-Louise, Amirantes Islands. *Atoll Res. Bull.* 273 : 185-202.

INVENTAIRE FLORISTIQUE DE L'ILE DE NOSY-VE

LICHENS : *Roccella spp.*
PHANÉROGAMES (les familles sont rangées par ordre alphabétique).
AGAVACÉES : *Agave rigida* L.
ANACARDIACÉES : *Poupartia minor* (Bojer) L. March.
ASCLÉPIADACÉES : *Leptadenia reticulata* Wight; *Marsdenia cordifolia* Choux.
BORAGINACÉES : *Heliotropium sp.*
CAPPARIDACÉES : *Boscia longifolia* Hadj-Moust.
CHÉNOPODIACÉES : *Atriplex perrieri* Léandri; *Salsola littoralis* Moq.
COMPOSÉES : *Launea pinnatifida* Cass.; *Psiadia coarctata* Humbert.
CONVOLVULACÉES : *Ipomoea pes-caprae* Roth.
CYPÉRACÉES : *Cyperus crassipes* Vahl.
EUPHORBIACÉES : *Euphorbia stenoclada* Baillon; *Phyllanthus* cf. *maderaspatensis* L.
GOODÉNIACÉES : *Scaevola plumieri* Vahl.

GRAMINÉES : *Heteropogon contortus* (L.) P. Beauv.; *Panicum pseudovoeltzkowii* A. Camus; *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A. Camus; *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth; *Tricholaena monachne* (Trin.) Stapf & Hubb.
LÉGUMINEUSES : *Pithecellobium dulce* Benth.; *Tamarindus indica* L.; *Tephrosia leucoclada* Scott Elliot.
MALVACÉES : *Thespesia populnea* Soland. ex Corr.
NYCTAGINACÉES : *Boerhavia diffusa* L.
PALMIERS : *Hyphaene shatan* Bojer.
SALVADORACÉES : *Azima tetracantha* Lam.; *Salvadora angustifolia* Turill.
SAPINDACÉES : *Dodonaea viscosa* Jacq.
SURIANACÉES : *Suriana maritima* L.
THYMÉLÉACÉES : *Lasiosiphon decaryi* var. *littoralis* Léandri.
ZYGOPHYLLACÉES : *Zygophyllum depauperatum* Drake.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 295-306.

Symplocaceae of New Caledonia

H. P. NOOTEBOOM

Summary : *Symplocos baptica* Brongn. & Gris, *S. munda* S. Moore and *S. tortuosa* Guillaumin are reduced to *S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris, and, together with a new taxon called var. *ultrabasica* [*S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris var. *ultrabasica* Nooteb. *var. nov.*] recognised as varieties [*S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris var. *baptica* (Brongn. & Gris) Nooteb. *comb. et stat. nov.*, var. *tortuosa* (Guillaumin) Nooteb. *comb. et stat. nov.* and var. *munda* (S. Moore) Nooteb. *comb. et stat. nov.*]. *S. pseudonitida* is reduced to *S. flavescens* as variety [*S. flavescens* Brand var. *pseudonitida* (Guillaumin) Nooteb. *comb. et stat. nov.*]. *S. lenormandiana*, previously included in *S. caerulescens*, is reinstated as *S. neocaledonica* (Vieill.) Nooteb. *comb. nov.*, the later epithet having priority.

Résumé : *Symplocos baptica* Brongn. & Gris, *S. munda* S. Moore et *S. tortuosa* Guillaumin sont ramenés à *S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris, et, avec un nouveau taxon nommé *var. ultrabasica* [*S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris var. *ultrabasica* Nooteb. *var. nov.*], sont reconnus comme variétés [*S. montana* (Vieill.) Brongn. & Gris var. *baptica* (Brongn. & Gris) Nooteb. *comb. et stat. nov.*, var. *tortuosa* (Guillaumin) Nooteb. *comb. et stat. nov.* et var. *munda* (S. Moore) Nooteb. *comb. et stat. nov.*]. *S. pseudonitida* est ramené à une variété de *S. flavescens* [*S. flavescens* Brand var. *pseudonitida* (Guillaumin) Nooteb. *comb. et stat. nov.*]. *S. lenormandiana*, jusqu'ici inclu dans *S. caerulescens*, est assimilé à *S. neocaledonica* (Vieill.) Nooteb. *comb. et stat. nov.*, cette dernière épithète étant prioritaire.

H. P. Nooteboom, Rijksherbarium, Postbus 9514, 2300 RA Leiden, Netherlands.

Since my revision of 1980 many more collections have become available and it turned out to be difficult if not impossible to identify several of them. It also appeared that new forms were found. Therefore it was necessary to examine carefully the collections currently available, and prepare a new revision. Several of the species, recognised in the earlier revision, probably are genotypes of the same variable species, selected by some environmental agent. In any case, speciation clearly has not finished, and it is even probable that between those genotypes and the other species hybrids occur, or introgression after former hybridisation. This all makes distinguishing taxa very difficult. The classification, therefore, can only be preliminary. Hopefully future field studies will provide more data and lead to a more satisfactory classification. Because of this situation, the keys given can not be entirely satisfactory.

SYMPLOCOS Jacquin

Enum. Pl. Carib. : 5, 24 (1760); NOOTEB., Leiden Bot. Ser. 1 : 33 (1975); Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 135-158, *fig. 33-37*, maps 55-63 (1980); Blumea 26 : 411 (1980). Type : *S. martinicensis* JACQ.
Bobu ADANS., Fam. Pl. 2 : 88, 526 (1763). Type : *B. laurina* DC.

— "*Bobua*" MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 302 (1879).
— *Eugenioides* KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 88 (1891), *nomen illeg.*

Chasseloupia VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 101 (1866). Lectotype : *Ch. lucida* VIEILL. (chosen by NOOTEBOOM, 1980).

KEY TO THE SPECIES

1 a. Leaves in pseudo-whorls at the nodes. Leaf base usually cordate 2
b. Leaves spirally arranged. Leaf base cuneate, attenuate-cuneate, narrow long cuneate, rounded, or rounded to cuneate 4

2 a. Leaves narrowly obovate and gradually tapering towards the (nearly) sessile base, 18-80 cm long. Nerves in 10-18 pairs .... 6. *S. neocaledonica*
b. Leaves different. Nerves in 5-10 pairs 3

3 a. Inflorescence axis glabrous. Leaves shorter than 8 cm. Pairs of lateral nerves 5 to 7 .... 5. *S. gracilis*
b. Inflorescence axis hairy. Leaves 8 to 19 cm. Pairs of lateral nerves 8 to 10. 3. *S. caerulescens*

4 a. Twigs glabrous (if twigs hairy petiole less than 15 mm long) 5
b. Twigs hairy. Petiole (15-)22-40 mm .... 1. *S. arborea*

5 a. Calyx limb 0.4 to 1.5 mm; petiole slender 6
b. Calyx limb 1.5 to 3 mm; petiole thick .... 4. *S. flavescens*

6 a. Inflorescence a spike or a raceme, or branched from the base with axis visible during anthesis. Fruit ellipsoid to ovoid or ampulliform, 5-10 mm long 7
b. Inflorescence a condensed very short spike with axis often not visible during anthesis. Fruits ellipsoid to cylindrical, 10-15 mm long .... 2.3. *S. montana* var. *ultrabasica*

7 a. Inflorescence axis glabrous. Petiole up to 6 mm. Leaves 2-10 cm 8
b. Inflorescence axis hairy (sometimes nearly glabrous). Petioles 6-25 mm. Leaves 4-18 cm ... 9

8 a. Inflorescence up to 1 cm .... 2.4. *S. montana* var. *montana*
b. Inflorescence longer than 1 cm .... 2.5. *S. montana* var. *munda*

9 a. Inflorescence up to 1 cm .... 2.4. *S. montana* var. *montana*
b. Inflorescence more than 1 cm 10

10 a. Inflorescence axis tomentellous, or puberulent; leaves 4-7 cm. 2.1. *S. montana* var. *baptica*
b. Inflorescence axis pubescent, or sparsely pilose; leaves 7-18 cm. 2.2. *S. montana* var. *tortuosa*

ALTERNATIVE KEY TO THE SPECIES

1 a. Leaves in pseudo-whorls at the nodes, base usually cordate 2
b. Leaves spirally arranged, base cuneate, attenuate-cuneate, or rounded 4

2 a. Leaves narrowly obovate and gradually tapering towards the (nearly) sessile base, nerves in 10-18 pairs; twigs with conspicuous very large leaf scars; petiole thick ... 6. *S. neocaledonica*
b. Leaves different, nerves in 5-10 pairs; twigs without conspicuous or large leaf scars; petiole slender 3

3 a. Leaves 2.5 to 8 cm; pairs of lateral nerves 5 to 7; inflorescence axis glabrous. 5. *S. gracilis*
b. Leaves 8 to 19 cm; pairs of lateral nerves 8 to 10; inflorescence axis hairy. 3. *S. caerulescens*

4 a. Twigs hairy .... 1. *S. arborea*
b. Twigs glabrous 5

5 a. Twigs in innovations at least 4 mm thick, but often much thicker. Leaves (3.5-)8-21 cm. Petiole 10-40 mm. Nerves in 5-15 pairs .... 4. *S. flavescens*
b. Twigs in innovations at most 3 mm thick. Leaves 4-7(-18) cm. Petiole 0-30 mm. Nerves 3-9 pairs 6

6 a. Petiole 0 to 5 mm 7
b. Petiole 5 to 30 mm 9

7 a. Inflorescence a condensed very short spike, axis not or hardly visible when flowering. Fruits ellipsoid to cylindrical, 10-15 mm long .... 2.3. *S. montana* var. *ultrabasica*
b. Inflorescence a spike, or a raceme, axis visible. Fruit ovoid or ovoid-ampulliform, 5-10 mm long 8
8 a. Inflorescence a raceme, 1 to 5 cm .... 2.5. *S. montana* var. *munda*
b. Inflorescence a spike, 0.5 to 1 cm .... 2.4. *S. montana* var. *montana*
9 a. Inflorescence 0.7 to 2 cm 10
b. Inflorescence 2 to 8 cm 12
10 a. Inflorescence a condensed very short spike, axis not or hardly visible. Fruits ellipsoid to cylindrical, 10-15 by 4-6 mm .... 2.3. *S. montana* var. *ultrabasica*
b. Inflorescence a spike, or a raceme, axis clearly visible. Fruit ellipsoid to ovoid, 8-10 mm. 11
11 a. Inflorescence axis glabrous .... 2.5. *S. montana* var. *munda*
b. Inflorescence axis hairy .... 2.1. *S. montana* var. *baptica*
12 a. Calyx limb 1.6 to 3 mm. Leaves (3.5-)8-21 cm. Petiole 10-40 mm. Nerves in 5-15 pairs .... 4.2. *S. flavescens* var. *pseudonitida*
b. Calyx limb 1 to 1.4 mm. Leaves 2-18 cm. Petiole 0-25 mm. Nerves in 4-9 pairs 13
13 a. Inflorescence axis glabrous. Leaves 2-10 cm .... 2.5. *S. montana* var. *munda*
b. Inflorescence axis hairy. Leaves 4-18 cm 14
14 a. Leaves 7-18 cm. Inflorescence axis sparsely pilose, fruit ampulliform........................ .... 2.2. *S. montana* var. *tortuosa*
b. Leaves 4-7 cm. Inflorescence axis tomentellous or puberulent, fruit ellipsoid........................ .... 2.1. *S. montana* var. *baptica*

1. **Symplocos arborea** (Vieill.) Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. France 13 : 419 (1866); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 138, *tab. 33, fig. 1-5*, map 55 (1980); Blumea 26 : 413 (1980).

Chasseloupia arborea VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 102 (1866). Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 545*, bois des montagnes, Balade, 1855-1860 (P ex CN; iso-, G, K, P).
— *Bobua arborea* (VIEILL.) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
— *Eugenioides arborea* (VIEILL.) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).

Symplocos vieillardii BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 429 (1866) "*vieillardi*". Type : *Vieillard 542 p.p.*, Poila, 1855-60 (holo-, P).
— *Bobua vieillardii* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).

Tree or unbranched or few branched shrub, 3-20 m high by up to 50 cm diam. Twigs in innovations often at least 4 mm thick, tomentellous (soon glabrescent). *Leaves* spirally arranged, glabrous, elliptic, 7-20 × 4-10 cm. Base cuneate. Margin recurved or revolute, undulate. Apex rounded or rarely very shortly subacuminate. Nerves in 5-9 pairs, meeting in an intramarginal vein, the latter not close to the margin. Reticulation distinct, coarse. Petiole (15-)22-40 mm long, slender. *Inflorescence* a spike (often below the leaves), loose, (2-)5-12 cm. Axis hairy, tomentellous. Bracts and bracteoles hairy, tomentellous, soon caducous; bracts 1 mm, bracteoles 0.5 mm. Pedicel 0-1 mm. Calyx tube hairy, tomentellous, 1.5 mm. Calyx lobes hairy, tomentellous, 1.6-2 mm. Corolla in vivo white, pink, or pale pink, ca. 5 mm. Stamens 50-70. Disk low cylindrical, hairy, pubescent. Style 3-6 mm, glabrous. Base not conical, glabrous. *Fruit* ampulliform, 7-10 × 4-7 mm. Embryo J-shaped.

MATERIAL STUDIED : *Aubréville & Heine 75*; *Balansa 2201*, Koghis; *3032*, Conception; *3235*, Touho; *Bernardi 9741*, Poindimié, 50-200 m; *10028*, Ouipouin, 500-550 m; *Bernier 54*, Monéo; *Guillaumin & Baumann 10421*, Mé Aoui; *10425*; *Lécard 125*; *MacKee 4937*, vallée de Thy, 50-100 m; *10112*, vallée de

Houailou; *12355*, col des Roussettes, 500 m; *12572*, Unio, 550 m; *12671*, Farino, 500 m; *12782*, Amieu, 350 m; *13458*, col des Roussettes, 500 m; *17408*, Nepoui, 400-600 m; *17752*, Tiwaka, 200 m; *19228*, Houailou, 30 m; *19240*, vallée d'Amoa, 100 m; *23992*, Mt. Canala, 700-800 m; *25564*, Ouyit, 500-600 m; *31366*, Kouaoua, 400 m; *36579*, Dothio, 500 m; *McPherson 1681*, vallée de Thy, 250 m; *2863*, col des Roussettes; *5079*, Mt. Rembai, 500 m; *5714, ibid.*; *Sarlin 113*; *189 b*; *247*; *Schmid 384*, col des Roussettes; *Suprin 1372*; *Veillon 3265*, col de Ho; *4351*, Mt. Nakada; *Vieillard 542*, Poila; *545 p.p.*; *Vieillard AE 1*, Wagap; *AE 2*, Wagap.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : Spread throughout the island, but usually not on ultrabasic soils. Alt. from sealevel to 800 m. Flowering and fruiting probably throughout the year.

NOTE : *MacKee 36569* could be a hybrid between this species and one of the glabrous taxa.

2. **Symplocos montana** (Vieill.) Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 152, *tab. 36, fig. 6-10*, map 60 (1980); Blumea 26 : 414 (1980).

Chasseloupia montana VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 104 (1866). Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 551*, 1855-1860, Balade (P ex CN; iso-, G, K, P).
— *Bobua montana* (VIEILL.) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
— *Eugenioides montana* (VIEILL.) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).

Chasseloupia tinctoria VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 104 (1866), *non S. tinctoria* L'HÉR. Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 547*, montagne de Balade (P; iso-, A, G).
— *Symplocos baptica* BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 142, *tab. 35, fig. 6-10*, map 56 (1980); Blumea 26 : 413 (1980).
— *Bobua baptica* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879), *nomen illeg.*
— *Eugenioides baptica* (BRONGN. & GRIS) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).

Chasseloupia microphylla VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 104 (1866), *non Symplocos microphylla* WIGHT. Type : *Vieillard 551 bis*, Wagap (holo-, P).

Symplocos rotundifolia BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866). Type : *Vieillard 549 p.p.*, prope Diaue (holo-, P).
— *Bobua rotundifolia* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
— *Eugenioides rotundifolia* (BRONGN. & GRIS) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).

Symplocos nitida BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866). Type : *Vieillard 550 p.p.*, prope Diaue (holo-, P).
— *Eugenioides nitida* (BRONGN. & GRIS) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).
— *Bobua nitida* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).

Symplocos munda S. MOORE, J. Linn. Soc. Bot. 45 : 415 (1921); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 154, *tab. 35, fig. 1-5*, map 61 (1980); Blumea 26 : 414 (1980). Type : *Compton 1338* (holo-, BM; iso-, K, P a fragment only).

Symplocos pancheri GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 942 (1924). Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 2925*, Mont Mou (P; iso-, K).

Symplocos tortuosa GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 944 (1924); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 157, *tab. 37, fig. 1-5*, map 63 (1980); Blumea 26 : 415 (1980). Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 2922*, Wagap (P; iso-, K).

Symplocos amosensis GUILLAUMIN, Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. B, Bot. 8 : 162 (1959). Type : *MacKee 4733*, Col d'Amos, summit, alt. 400 m (holo-, P; iso-, K, L).

Symplocos montis-fontium GUILLAUMIN, Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. B, Bot. 8 : 163 (1959). Type : *MacKee 5329*, Plateau below Montagne des Sources (holo-, P; iso-, K, L).

Symplocos baptica auct. *non* BRONGN. & GRIS : BRAND, Pflanzenr. 6 : 55 (1901).
— *Symplocos baptica* var. β BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866).

2.1. **Symplocos montana** var. **baptica** (Brongn. & Gris) Nooteb., *comb. et stat. nov.*

Symplocos baptica BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 430 (1866); *Chasseloupia tinctoria* VIEILL. *non S. tinctoria* L'HÉR. Synonyms : *S. nitida* BRONGN. & GRIS; *S. rotundifolia* BRONGN. & GRIS.

Shrub or tree, 1.5-10(-15) m high. Twigs in innovation at most 3 mm thick, glabrous. *Leaves* spirally arranged, glabrous, elliptic to ovate, 4-7 × 2-5 cm. Base attenuate-cuneate. Margin recurved, entire. Apex rounded or acute. Nerves in 5-7 pairs, meeting in an intramarginal vein. Reticulation distinct or rather obscure, coarse. Petiole 5.1-30 mm, slender. *Inflorescence* a spike or often a raceme, 2-5 cm. Axis hairy, tomentellous or puberulent (glabrescent in fruit). Pedicel 0-5 mm. Calyx tube glabrous or hairy, pubescent, 1-1.4 mm. Calyx lobes glabrous or hairy, pubescent, 1-1.4 mm. Corolla 5-6 mm. Disk annular, hairy, pubescent. Style 5-6 mm, glabrous. Base conical or not, glabrous or pubescent. *Fruit* ellipsoid to ovoid, 9-10 × 5-6 mm.

MATERIAL STUDIED : *Balansa 1346*, Conception, 700 m; *2199*, sud de Canala, 900 m; *Bamps 5827*, Koindé-Canala, 600 m; *5910*, Aoupinié, 870 m; *Bernardi 9973*, Koindé, 900 m; *10040*, 750-800 m; *Deplanche 451*, sommet du Mt. Pouébo; *547*, Gomen; *Däniker 1759*, Mt. Ignambi; *Franc 680*, Nouméa; *MacKee 4769*, col de Parari, 600 m; *5658*, plateau de Dogny, 900-1000 m; *12666*, Farino, 500 m; *12720*, plateau de Dogny, 950 m; *14577*, col d'Amos, 550 m; *15110*, Farino, 500 m; *15335*, plateau de Dogny, 900-1000 m; *19984*, Diahot, 500-600 m; *20821*, Pouébo, 600 m; *23798*, col d'Amos, 450 m; *23890*, Mt. Canala, 800-900 m; *24026, ibid.*, 700-800 m; *26747*, Mt. Aoupinié, 900-1020 m; *31595, ibid.*, 700 m; *32833*, Mandjélia, 650 m; *34809*, Ponérihouen, 500 m; *37129*, Mandjélia, 750 m; *40575*, Diahot, 600 m; *40579*, Mandjélia, 750 m; *McPherson 2601*, Panié, 200 m; *2734*, Mandjélia, 700 m; *3196, ibid.*; *3401*, Aoupinié, 900 m; *4051*, Mandjélia, 700 m; *4083, ibid.*; *5263*, Mandjélia, 550 m; *6371*, Aoupinié, 800-900 m; *6401*, cascade de Ciu, 650-700 m; *Morat 5082*, Aoupinié, 700 m; *Schmid 1191*, Coulna, 850 m; *3060*, Mé Ori, 900 m; *Stauffer & Blanchon 5758*, Montagne des Sources; *Veillon 1807*, col d'Amos, 400 m; *2936*, Ouegoa; *3753*, Montagne des Sources, 850 m; *3951*, Nakada, 1000 m; *Vieillard 546*; *546 p.p.*, montagne de Balade; *547 p.p., ibid.*; *548*, Balade; *549, ibid.*; *550 1*, Diaoué?; *Webster & Hildreth 14920*, Canala, 700 m.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : Throughout the island, but generally not on ultrabasic soil. Alt. 400-1000 m. Flowering probably predominantly from April to November.

NOTE : *Däniker 1759* deviates by hairy twigs (introgression from *S. arborea*?).

2.2. **Symplocos montana** var. **tortuosa** (Guillaumin) Nooteb., *comb. et stat. nov.*

Symplocos tortuosa GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 944 (1924). Synonym : *S. montis-fontium* GUILLAUMIN.

Tree or sometimes a shrub, 2-15 m high (by up to 20 cm diam.). Twigs in innovations at most 3 mm thick, glabrous. *Leaves* spirally arranged (but growth in flushes, so some concentration of leaves on the nodes), glabrous, elliptic to obovate, 7-18 × 2-9 cm. Base cuneate, decurrent on the petiole. Margin recurved, entire. Apex acute, rounded, or very shortly subacuminate. Nerves in 5-9 pairs, meeting in an intramarginal vein. Reticulation distinct or rather obscure, coarse. Petiole 6-25 mm, slender. *Inflorescence* a spike (sometimes a

short pedicel present, and sometimes branched), 2.5-6 cm. Axis hairy, sparsely pilose (glabrescent). Bracts and bracteoles soon caducous or persistent under young fruits only; bracts 1.5-2 mm, bracteoles 0.5-1 mm. Pedicel 0-2 mm (sometimes becoming longer in fruit). Calyx tube glabrous or hairy, 1-1.5 mm. Calyx lobes glabrous or hairy (sometimes ciliate), 1-1.4 mm. Corolla in vivo white, 3-6 mm. Stamens 30-100 (or more). Disk 5-glandular (shape variable, but often ring- or cushion shaped), hairy, pubescent. Style hairy (towards base), pubescent. Base often conical, pubescent. *Fruit* ampulliform to ovoid, 8 × 4 mm.

MATERIAL STUDIED : *Baumann-Bodenheim 15162*; *15939*; *Franc 777*, col de la Toa; *Godefroy 436*, baie de Boulari; *Le Rat 1070*, Mt. Dzumac; *MacKee 5329*, Montagne des Sources, 800 m; *5352*, Mt. Ignambi, 800-1000 m; *12203*, Farino, 250 m; *12273*, col d'Amieu, 350 m; *13216*, vallée de Tchamba, 150 m; *14737*, Ton-non, 500-600 m; *15692*, Tchamba, 500-550 m; *21586*, Néaoua, 500-600 m; *25372*, Aoupinié, 500-600 m; *26839*, Ponérihouen, 600-700 m; *31098, ibid.*, 600 m; *31926*, Popomeou, 450 m; *38797*, Diahot, 500 m; *38908*, Ponérihouen, 600 m; *McPherson 2584*, Mt. Panié, 700 m; *2980, ibid.*, 300 m; *6335*, Touho, 430 m; *6355*, Aoupinié, 700 m; *6389*, cascade de Ciu, 650-700 m; *Morat 6254*, Mt. Panié, 300 m; *Pancher Mus. Néocal. 60*; *Schmid 1190*, Wayaghett; *Suprin 1335*, Aoupinié, 600-700 m; *Veillon 3819*, Mt. Ignambi, 550 m; *4632*, plateau de Tango, 650 m; *Vieillard 552*, Wagap; *2921, ibid.*; *2922, ibid.*; *2923, ibid.*; *Vieillard AE 5*, Pouébo.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : Throughout the island, generally not on ultrabasic soil. Alt. from sealevel to 1000 m, but mostly above 400 m. Flowering probably mostly from November to May.

NOTE : This var. differs from var. *baptica* mainly in leaf size.

2.3. **Symplocos montana** var. **ultrabasica** Nooteb., *var. nov.*

Frutex 0.5-2 m altus ramunculis ad 3 mm crassis foliis ellipticis 4.5 ad 10 cm longis et 1.4 ad 5.5 cm latis nervis 5 ad 7 paribus petiolo 3 ad 13 mm longo. Inflorescentia brevissima spicata condensata 0.7 ad 2 cm longa axe sparsim piloso glabrescente bracteis bracteolisque parsim pilosis mox caducis. Calyx tubo 1 mm alto lobis parsim pubescentibus 1 ad 1.2 mm longis. Corolla 4 mm longa. Stamina 40 ad 60. Fructus ellipsoideus ad cylindraceus 10 ad 15 mm longus et 4 ad 6 mm latus.

TYPE : *MacKee 17018*, Mt. Paeoua, contrefort Nord-Est, alt. 600-900 m, 4.7.1967 (holo-, L; iso-, P).

Shrub, 0.5-2 m high. Twigs in innovations at most 3 mm thick. *Leaves* elliptic (sometimes narrowly), 4.5-10 × 1.4-5.5 cm. Apex rounded to shortly acuminate. Nerves in 5-7 pairs. Petiole 3-13 mm long. *Inflorescence* a condensed very short dense spike, 0.7-2 cm. Axis hairy, sparsely pilose (glabrescent). Bracts and bracteoles sparsely pilose, soon caducous. Bracts 1.5 mm. Bracteoles 1 mm. Calyx tube 1 mm. Calyx lobes pubescent (sparsely), 1-1.2 mm. Corolla 4 mm. Stamens 40-60. Disk 5-glandular, annular, or low cylindrical, glabrous or hairy. Style glabrous or hairy, pilose (towards base). Base conical or not, glabrous or pilose. *Fruit* ellipsoid to cylindrical, 10-15 × 4-6 mm.

MATERIAL STUDIED : *Balansa 2197*, entre Canala et Couaoua; *Debray 2379*, Boulinda; *Hoff 3558*, sommet du Mt. Do; *Jaffré 694*, massif de Koniambo, 700 m; *859*, Boulinda, 670 m; *885, ibid.*, 820 m; *1140, ibid.*; *1150, ibid.*; *1340, ibid.*, 500 m; *1341, ibid.*; *MacKee 9884*, massif de Mé Maoya, 800-900 m; *17018*, Mt. Paéoua, 600-900 m; *18675*, Ton-non, 800-900 m; *21211*, plateau de Mé Ori, 900-1000 m; *24874*, Mt. Do, 1000 m; *24876, ibid.*, 1000 m; *30107*, ouest du Mt. Do, 800 m; *34087*, Tonon, 650 m; *40644*, Paita, 400 m; *McPherson 2697*, Poya, 800 m; *3078*, Mt. Mé Ori, 900 m; *3797*, Mt. Do, 1000 m;

3810, ibid., 950 m ; *4494*, Katrikoin, 800 m ; *2648*, Mt. Mou, 1000 m ; *Schmid 4261*, Boulinda, 1100 m ; *Veillon 2516*, sommet du Mt. Do, 1000 m ; *2562*, Mt. Do, versant ouest, 850 m ; *3067*, Tiébaghi, 400 m ; *4378*, Mt. Do, versant ouest, 950 m.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : Restricted to ultrabasic soil. Not in the NE part of the island. Alt. 400-1100 m. Flowering reported from January and June-July, but not enough data available.

2.4. **Symplocos montana** var. **montana**

Chasseloupia montana BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 104 (1866). Synonyms : *Chasseloupia microphylla* VIEILL. ; *S. amosensis* GUILLAUMIN.

Shrub, 0.4-2 m high. Twigs in innovations at most 3 mm thick. *Leaves* elliptic, 1.5-4 (-5.5) × 0.7-2(-3.2) cm. Base cuneate or rounded. Nerves in 3-6 pairs. Petiole 3-5 mm long. *Inflorescence* a dense spike, 0.5-1 cm. Axis glabrous or hairy, sparsely pilose. Bracts and bracteoles persistent under young fruits only ; bracts 0.5-1 mm, bracteoles 0.5 mm. Calyx tube glabrous, 0.5-1 mm. Calyx lobes glabrous, 0.5-0.8 mm. Corolla 3 mm. Stamens 25-30. Disk annular or 5-glandular, glabrous or hairy (sometimes hairy between the glands). Style 2 mm, glabrous. Base not conical, glabrous or pilose (rarely). *Fruit* ovoid, 5-7 × 3-5 mm.

MATERIAL STUDIED : *Balansa 3236*, Tchiaor ; *Bernardi 10250*, Tiébaghi, 600 m ; *10316*, Tiébaghi ; *12649, ibid.* ; *Compton 1847* ; *Deplanche 32* ; *313*, Pouébo ; *Däniker 1692*, Pouébo-Ouégoa ; *Jaffré 1457* ; Tiébaghi ; *MacKee 4733*, col d'Amos, 400 m ; *4822*, Tiébaghi, 300-600 m ; *6443*, Tao ; *7908, ibid.* ; *21940*, col de Parari, 400 m ; *21942*, Balade, 300 m ; *25679*, col d'Amos ; *37196*, Tiébaghi, 450 m ; *40780*, Poum, 350 m ; *Pancher 70 A* ; *Schmid 4172*, Mt. Panié, 200 m ; *Veillon 1806*, col d'Amos, 400 m ; *5295*, Poum ; *Vieillard 551*, Balade ; *552*, Diaoué.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY :Not on ultrabasic soil, only in the NE part of the island. Alt. 200-650 m. Flowering May through July, but not enough data available.

2.5. **Symplocos montana** var. **munda** (S. Moore) Nooteb., *comb. et stat. nov.*

Symplocos munda S. MOORE, J. Linn. Soc. Bot. 45 : 415 (1921). Synonym : *S. pancheri* GUILLAUMIN.

Shrub, 0.3-3 m high (or treelet to 8 m). Twigs in innovations at most 3 mm thick. *Leaves* elliptic or obovate, 2-10 × 1-5 cm. Margin recurved or revolute. Apex acute, rounded (rarely), or shortly acuminate (rarely). Nerves in 4-5 pairs, meeting in an intramarginal vein (sometimes not distinct). Reticulation distinct or sometimes rather obscure. Petiole 0-6 mm long. *Inflorescence* a raceme, 1.1-5 cm. Axis glabrous. Bracts and bracteoles soon caducous ; bracts 1-2 mm, bracteoles 0.5-1.5 mm. Pedicel 0.3 mm. Calyx tube glabrous, 1-1.5 mm. Calyx lobes glabrous, 1-1.25 mm. Corolla in vivo white (or yellow), 3-4 mm. Stamens 25-70. Disk low cylindrical or annular, pubescent. Style hairy (lower half), pubescent. *Fruit* ovoid-ampulliform, 8-10(-13) × 4 mm.

MATERIAL STUDIED : *Balansa 2200*, Humboldt ; *2200 a*, Port Bouquet ; *2799*, Mt. Mou ; *3548*, Mt. Pénari, 500 m ; *Baumann-Bodenheim 5646*, Mt. Mou ; *15670, ibid.* ; *15716, ibid.* ; *Bernardi 9469*, Montagne des Sources, 750-850 m ; *12481, ibid.*, 900-1000 m ; *Blanchon 192*, Montagne des Sources ; *576, ibid.* ; *638* ;

688, ibid.; *Brousmiche 536*, Kouvélé, 600 m; *1107*; *Cabalion NC 403*, Kouaoua; *Compton 1338*, Canala; *Guillaumin & Baumann 11244*, Mt. Mou; *11284, ibid.*; *11336*, Mt. Dore; *11376*, Mt. Mou; *11384, ibid.*, 750 m; *Hartley 15072*, Montagne des Sources, 800 m; *Hoff 2648*, sommet du Mt. Humboldt, 1600 m; *Hürlimann 1653*, Mt. Monéo; *1691*, Mt. Humboldt; *1778*, Oubatche; *Jaffré 201*, Plaine des Lacs; *1952*, Mt. Humboldt, 1370 m; *2429*, Montagne des Sources, 800 m; *2694*, Ile des Pins, 650 m; *2709*, Couvélée, 350 m; *Le Rat 153*, Mt. Dzumac, 800 m; *191*, Mt. Dzumac; *2292*, Dumbéa; *2821*, Dumbéa; *2861*, Mt. Dzumac, 1000-1100 m; *Mac'Daniels 2404*, Montagne des Sources; *MacKee 3252, ibid.*, 900 m; *4175*, Riv. des Lacs, 150 m; *4411*, Dzumac, 700 m; *4498*, Plaine des Lacs, 150 m; *5327*, Montagne des Sources, 800 m; *15855*, Negropo, 500 m; *16577*, Yaté, 200 m; *22868*, Grand Lac, 400 m; *23290*, Montagne des Sources; *26428*, Touho, 1000-1050 m; *27045*, Mt. Boulinda, 1100 m; *27538*, Mt. Humboldt, 1150 m; *28735*, Ouinné, 400 m; *31408*, vallée de Kouré, 100 m; *33008*, Yaté, Mt. Kouanénoa, 250 m; *34911*, Dzumac, 700 m; *37970*, Mt. Kaala, 600 m; *38124*, Mt. Taom, 900 m; *38860*, Yaté, Gouemba, 400 m; *39006*, Petite Yaté, 500 m; *40354*, Mt. Taom, 100 m; *McPherson 2034*, Montagne des Sources, 700 m; *2501, ibid.*, 750 m; *2505, ibid.*, 700 m; *2897*, Rivière Bleue, N.E. de Nouméa, 350 m; *3102*, Mt. Humboldt, 1300 m; *3505*, Kaala, S.E. de Koumac, 950 m; *4019*, Mt. Mou, 1150 m; *5640*, Aréha, S.O. de Kouaoua, 800 m; *Pancher Mus. Néocal. 60*; *Pancher s.n.*; *Schmid 1602*, col d'Amos, 400 m; *Stauffer & Blanchon 5762*, Montagne des Sources, 840 m; *Suprin 1703*, Montagne des sources, 800 m; *1784*, Mt. Mou, 700 m; *Veillon 1793*, Plaine des Lacs, 150 m; *2850*, Mt. Humboldt, 1450 m; *3471*, Kouaoua, 750 m; *3754*, Montagne des Sources, 800 m; *Vieillard 2925*, Mt. Mou; *Webster & Hildreth 14713*, Mt. Kaala; *Webster & Jaffré 19306*, massif de Koniambo, 850 m.

NOTE : On ultrabasic soil sometimes hardly different from var. *montana*, except in the longer fruits.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : Throughout the island, but generally on ultrabasic soil. Alt. 100-1450 m, but mostly above 400 m. Flowering probably usually from February to September.

3. **Symplocos caerulescens** (Vieill.) Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. France 13 : 429 (1866); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 144, *tab. 34*, map 57 (1980) *p.p., incl. tab. 34, fig. 5-8*; Blumea 26 : 413 (1980) *p.p.*

Chasseloupia caerulescens VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 103 (1866). Type : *Vieillard 542 p.p.*, Wagap (holo-, P ex CN; iso-, G, GH, MEL, P).
— *Bobua caerulescens* (VIEILL.) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
Symplocos defoliata BRAND, Pflanzenr. 6 : 41 (1901). Type : *Pancher 56* (holo-, K; iso-, P).

Shrub or tree to 7 m. Twigs glabrous or tomentose, without conspicuous or large leaf scars. *Leaves* glabrous, elliptic to obovate, (4-)8-19 × (3-)4-8 cm. Base cordate. Nerves in 8-10 pairs. Petiole ca. 2 mm long, slender. *Inflorescence* 2-10 cm. Bracts 1 mm. Bracteoles 0.5 mm. Calyx tube 1-1.5 mm. Calyx lobes glabrous, 0.5-1 mm. Corolla 3-4 mm. Disk cushion shaped to dome shaped. Style pubescent (lower half).

MATERIAL STUDIED : *Bernardi 9739*, Poindimié, vallée d'Amoa, 50-200 m; *Godefroy 337*, Koghis; *Le Rat 974, ibid.*; *2622, ibid.*; *MacKee 4444*, Koghis, vallée de la Thy, 400-500 m; *4709*, Koghis; *12618*, Col des Roussettes, 500 m; *34801*, Ponérihouen, 50 m; *MacKee 36418*; *40494*, Houailou, 450 m; *McPherson 1703*, Koghis, 700 m; *3684*, vallée de la Thy, 350 m; *Pancher 56*; *Schmid 457*, vallée d'Amoa; *Thiebaut s.n.*; *Veillon 171*, Koghis, 650 m; *593*; *Vieillard 541 p.p.*, Balade; *542*, Wagap.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : In the centre and the SE, generally not on ultrabasic soil. Flowering March through June, fruiting July (not enough data available).

NOTE : Intermediates between this species and *S. neocaledonica* occur. That induced me previously to merge them into one species. The french botanists who are well acquainted with the flora of New Caledonia have observed that the two behave as good species in nature. Therefore I keep them now separate. Intermediates probably represent occasional hybridisation. From the few data available it appears that the two taxa have different flowering times. *S. caerulescens* does not occur in the NW part of the island, in the central part it has a similar distribution as *S. neocaledonica*, but with fewer localities, in the SE part only *S. caerulescens* occurs. *Mackee 40494* looks like a hybrid with *S. gracilis*, but the latter species does not occur nearby.

4. **Symplocos flavescens** Brand

Pflanzenr. 6 : 55 (1901); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 148, *tab. 35, fig. 1-5*, map 58 (1980); Blumea 26 : 414 (1980). Type : *Deplanche 493*, Port Boisé (holo-, K; iso-, G, P).

Chasseloupia lucida VIEILL., Bull. Soc. linn. Normandie 10 : 102 (1866). Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 559*, Wagap (P ex CN; iso-, P).
— *Eugenioides lucida* (VIEILL.) KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 975 (1891).
— *Bobua lucida* (VIEILL.) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
— *Symplocos lucida* (VIEILL.) GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 941 (1924), *non S. ludica* ZUCC.

Symplocos calophylloides S. MOORE, J. Linn. Soc. Bot. 45 : 355 (1921). Type : *Compton 1154*, Mt. Canala (holo-, BM; iso-, K, P fragment only).

Symplocos pseudo-nitida GUILLAUMAIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 943 (1924); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 156, *tab. 37, fig. 6-10*, map 62 (1980); Blumea 26 : 414 (1980). Type : *Vieillard 550 p.p.*, Wagap (holo-, P).

Symplocos nitida auct. *non* BRONGN. & GRIS : BRAND, Pflanzenr. 6 : 49 (1901).

4.1. **Symplocos flavescens** var. **flavescens**

Synonyms : *Chasseloupia lucida* VIEILL.; *Symplocos calophylloides* S. MOORE.

Shrub, or tree, 1-30 m high. Twigs in innovations at least 4 mm thick, but often much thicker, glabrous, with or without conspicuous very large leaf scars. *Leaves* spirally arranged, glabrous, coriaceous, elliptic to obovate (mostly) 8-21 × 3.5-9 cm. Base cuneate, decurrent on the petiole. Margin recurved to revolute, entire. Apex rounded or acute. Nerves in (7-)9-15 pairs, meeting in an intramarginal vein close to the margin. Reticulation distinct or rather obscure, coarse. Petiole 15-40 mm long, thick. *Inflorescence* a spike (or raceme with very short pedicels), dense, 2-8 cm. Axis hairy (later glabrescent), pubescent. Bracts and bracteoles hairy, pubescent, persistent under young fruits only; bracts 2-4 mm, bracteoles 1.5-2 mm. Pedicel 0-1 mm. Calyx tube glabrous or pubescent, 1.5 mm. Calyx lobes glabrous or pubescent, 1.6-3 mm (limb 2-4). Corolla in vivo white, 6-8 mm. Stamens 60-100 (or more). Disk low cylindrical, annular, cushion shaped, or dome shaped (often 5-glandular), hairy or rarely glabrous, pilose. Styles 5 mm, glabrous, Base glabrous. *Fruit* ellipsoid to ovoid or rarely globose, 10-17 by 5-9 mm. Embryo straight, or J-shaped (sometimes).

MATERIAL STUDIED : *Balansa 2110*, Boulari; *2198*, Canala; *3622, ibid.*; *Cabalion 427*, Poya; *Compton 1154*, Canala, 600-900 m; *Cribs 1529*, Prony; *Debray 2323*, Riv. Bleue; *Deplanche 493*, Port-Boisé; *Franc*

317, Koghis, 300-500 m; *1632 a*, Rouy; *Godefroy 49*, Nouméa; *Hürlimann 3399*; *Le Rat 378*, Prony; *727*, *ibid.*; *1078*, Dzumac; *2537*, Koghis; *2622*, Koghis; *Lécard 11*; *MacKee 3687*, route de l'Hermitage, 200-300 m; *4659*, Montagne des Sources; *4675*, Plum; *8195*, plateau de Dogny, 900-1000 m; *11938*, vallée de Boulari, 200 m; *12644*, col d'Amieu, 550 m; *20545*, plateau de Dogny, 900-1000 m; *21381*, Farino, 700 m; *24679, ibid.*, 600-700 m; *27753*, baie d'Ouinné, 400-600 m; *35076*, Riv. des Pirogues, 300 m; *35564*, Farino, 700 m; *38484*, Riv. des Pirogues, 200 m; *43971*; *McPherson 2295*, vallée de la Thy, 400 m; *2428*, *ibid.*; *2917*, Riv. Bleue, 300 m; *3859*, Mt. Dzumac, 800 m; *3862, ibid.*; *4004*, Riv. Bleue, 300 m; *4453*, Riv. des Pirogues, 300 m; *5174*, vallée de Dumbéa, 550 m; *5716*, Rembai, 725 m; *5768*, Ouinné, 700 m; *Morat & Suprin 5135*, Riv. Bleue; *Pancher 100*, Ile des Pins; *Petit 51*; *Schmid 5280*, Yaté, 250-300 m; *Suprin 1243*, forêt de Bon-Secours; *Thorne 28327*, plateau de Dogny; *Veillon 708*, Riv. Bleue, 150 m; *2871*, Riv. Blanche; *3020*, Montagne des Sources, 400 m; *4363*, Mois de Mai, 200 m; *Vieillard 550 C*, Wagap; *550 p.p., ibid.*; *559 C, ibid.*; *559 p.p., ibid.*; *2924*, Port-Boisé.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : In the SE and on " Isle des Pins ", on ultrabasic but also on other soils, also in coastal vegetation. Alt. 0-1000 m. Flowering May-July.

4.2. **Symplocos flavescens** var. **pseudonitida** (Guillaumin) Nooteb., *comb. et stat. nov*

Symplocos pseudo-nitida GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 71 : 943 (1924).

Twigs in innovations often less than 3-4 mm thick. Leaves 3.5-15 cm. Nerves in 5-8 pairs. Petiole 10-25 mm long.

MATERIAL STUDIED : *Blanchon 177*, Lavoy, 600 m; *Brousmiche 533*, Yahoué; *Mackee 23859*, Koghis, 500 m; *Suprin 1289*, forêt de Thy, 230 m; *Veillon 214*, col des Roussettes; *1991*, Moindip, 650 m; *Vieillard 550 p.p.*, Wagap; *2923 A*.

NOTE : *S. flavescens* has generally obovate leaves with cuneate base, but, probably through introgression, in some collections the leaves tend to be elliptic. In var. *pseudonitida* this is even more pronounced and the leaves are generally smaller. I suspect this var. to be of hybrid origin, or existing of hybrids between *S. flavescens* and *S. arborea*. There are some collections of *S. montana* var. *munda* that could also be hybrids with *S. flavescens* var. *flavescens*.

5. **Symplocos gracilis** Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. France 13 : 431 (1866); GUILLAUMIN, Ann. Mus. Colon. Marseille, sér. 2, 9 : 190 (1911); Bull. Soc. Bot. France 71 : 940 (1924); NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 150, *tab. 33, fig. 6-11*, map 59 (1980); Blumea 26 : 414 (1980). Type : *Vieillard 544*, arbuste, montagne de Balade, Pouébo (holo-, P).

Shrub, or tree (small treelet), 2-8 m high. Twigs glabrous, smooth. *Leaves* in pseudo-whorls at the nodes, glabrous, elliptic, 2.5-8 × 2-5 cm. Base cordate, not decurrent on the petiole (see note). Margin recurved, entire. Apex shortly acuminate. Nerves in 5-7 pairs meeting in an intramarginal vein, the latter not close to the margin. Reticulation distinct, coarse. Petiole ca. 1 mm long. *Inflorescence* a very slender raceme, 2-5 cm. Axis glabrous. Bracts and bracteoles glabrous and ciliate, persistent under young fruits only; bracts 1-2 mm, bracteoles 0.5-1 mm. Pedicel 1.5-7 mm. Calyx tube glabrous, 1.5 mm. Calyx lobes glabrous,

1 mm (limb ca. 1.5). Corolla in vivo white, 3-4 mm. Stamens 40-60. Disk cushion shaped, hairy, pubescent. Style hairy, pubescent (towards base). Base often conical, pubescent. *Fruit* ampulliform, 10 × 6 mm. Embryo U-shaped.

MATERIAL STUDIED : *Balansa 3269*, Balade ; *Däniker 1776*, Mt. Ignambi ; *Hürlimann 1804*, *ibid.*, 600 m *MacKee 23777*, Pouébo ; *Vieillard 282*, sommet Pouébo ; *544*, Balade.

DISTRIBUTION : Ignambi and Pouébo.

NOTE : *Däniker 1776* and *1784* I consider to belong to this species although the leaf is not cordate. Formerly they were identified by me as *S. montana* var. *tortuosa* and var. *munda*, respectively.

6. **Symplocos neocaledonica** (Vieill.) Nooteb., *comb. nov.*

Chasseloupia neocaledonica VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 103 (1866), *p.p.* Lectotype chosen by NOOTEBOOM (1980) : *Vieillard 541 p.p.*, Balade, 1855-60 (P ex CN ; iso-, P).
— *Symplocos stravadioides* BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 13 : 428 (1866) ; GUILLAUMIN, Ann. Mus. Col. Marseille, sér. 2, 9 : 191 (1911), *nomen illeg. superfl.*
— *Bobua stravadioides* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 304 (1879), *nomen illeg. superfl.*
Symplocos lenormandiana BRONGN. & Gris, Bull. Soc. Bot. France 13 : 428 (1866). Type : *Vieillard 541 p.p.*, later numbered *Vieillard 2920*, Wagap (holo-, P ex CN ; iso-, G, P).
— *Bobua lenormandiana* (BRONGN. & GRIS) MIERS, J. Linn. Soc. Bot. 17 : 305 (1879).
— *Chasseloupia neocaledonica* VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 10 : 103 (1866), *pp. excl.* lectotype.
Merita pallens BAILLON, Adansonia 12 : 157 (1878), Araliac. Type : *Vieillard 37*, Balade (holo-, P).
Symplocos verticillata BRAND, Pflanzenr. 6 : 38 (1901). Type : *Deplanche 452* (BRAND cites *492*, the same collection is also numbered *Vieillard 2926*), Pouébo (holo-, K ; iso-, G, P).
Symplocos brandiana SCHLTR., Bot. Jahrb. Syst. 39 : 227 (1906) ; GUILLAUMIN, Ann. Mus. Colon. Marseille, sér. 2, 9 : 190 (1911). Type : *Schlechter 15507*, auf den Bergen bei Oubatche (holo-, B, destroyed ; iso-, BR, G, K, L, P, WRCL), *non S. brandiana* KING & GAMBLE (Jan. 1906).
— *Symplocos oubatchensis* Rolfe, Bull. Misc. Inform. 1912 : 158 (1912), *in obs.*
Symplocos vieillardii auct. *non* BRONGN. & GRIS : BRAND, Pflanzenr. 6 : 38 (1901), *quoad Balansa 2195* (P).
Symplocos caerulescens auct. *non* (VIEILL.) BRONGN. & GRIS : NOOTEB., Fl. Nouv.-Caléd. 9 : 144, *tab.* 34, map 57 (1980) *p.p. incl. tab. 34, fig. 1-4, excl. syn. Symplocos caerulescens* (VIEILL.) BRONGN. & GRIS, *Chasseloupia caerulescens* VIEILL., and *Symplocos defoliata et tab. 34, fig. 5-8* ; Blumea 26 : 413 (1980) *p.p.*

Tree (from dwarf tree or few branched shrub to small tree), up to 1-12 m high (up to 20 cm diam.). Twigs in innovations at least 4 mm thick, but often much thicker, glabrous or hairy (rarely, pubescent or tomentose), with conspicuous very large leaf scars. *Leaves* in pseudo-whorls at the nodes, glabrous or rarely pubescent underneath, narrowly obovate and gradually tapering toward the (nearly) sessile base, 18-80 × 5-22 cm. Base cordate (at very base). Margin recurved, entire, dentate, or undulate. Apex shortly acuminate, acute, or rounded. Nerves in 10-18 pairs, meeting in an intramarginal vein (sometimes faint). Reticulation coarse. Petiole 0-10 mm long, often thick. *Inflorescence* branched from the base and a spike or a raceme (often many together from the axils of the leaves or from wood and then whorls of leaves alternating with whorls of inflorescences), 6-28 cm. Axis pubescent (shortly, more or less sparse) or sparsely pilose. Bracts and bracteoles glabrous and ciliate or

hairy, pubescent to sparsely pilose (appressedly), soon caducous or persistent under the fruit; bracts 1-4 mm, bracteoles 1-2 mm. Pedicel 0-6 mm (but mostly absent or very short). Calyx tube glabrous or hairy (rarely), pubescent, 1-2 mm. Calyx lobes glabrous, 1-1.4 mm (often imbricate at base, limb in total 1.5-2 mm). Corolla ca. 5 mm. Stamens 15-60. Disk low cylindrical to cushion shaped (0.25-0.5 mm thick), glabrous or hairy, pubescent. Style glabrous or hairy (often), pubescent. Base conical (more or less), pubescent. *Fruit* ampulliform (blue or red when ripe), 9-13 × 4-8 mm. Embryo J-shaped (seed curved around placenta and longitudinally at base).

MATERIAL STUDIED : *Balansa 2067*, Mt. Arago ; *2195, ibid.* ; *2196, ibid.* ; *Bamps 6114*, Col d'Amieu, 540 m ; *6125*, Mandjélia ; *Baumann-Bodenheim 15918*, Tao ; *Deplanche 452*, Pouébo ; *Guillaumin & Baumann 8884*, Mé Ammen ; *8893, ibid.* ; *8984, ibid.* ; *Hürlimann 1822*, Mt. Ignambi ; *Lécard 28* ; *MacKee 4808*, Mt. Ignambi ; *6420*, Mt. Panié ; *6439*, Tao ; *MacKee 10022*, Ponérihouen, 400-500 m ; *12044*, Farino, 250 m ; *12864*, Kouaoua, 300-500 m ; *13244*, vallée d'Amoa, 300-500 m ; *13707*, vallée de la Tchamba, 400-500 m ; *13826*, vallée de Pouai, 20-50 m ; *15693*, Tchamba ; *18024, ibid.*, 600 m ; *18048*, Ponérihouen, 400-500 m ; *18087*, Canala, 500 m ; *19993*, Diahot, 500-600 m ; *20047*, vallée d'Amoa, 30 m ; *25377*, Ponérihouen, 500-600 m ; *26420*, Touho ; *26700*, Poindimié, 400 m ; *26742*, Ponérihouen, 900-1020 m ; *26743, ibid.*, 900-1200 m ; *28427*, Tiwaka, 450 m ; *31106*, Ponérihouen, 600 m ; *31294*, Paala, 400 m ; *32773*, Mandjélia, 750 m ; *34468* ; *34810* ; *35180* ; *35592* ; *37783*, Mandjélia, 750 m ; *McPherson 2185* ; *2414*, Mt. Panié, 1100-1300 m ; *3183*, Mandjélia, 700 m ; *3205, ibid.*, 500 m ; *4057*, *ibid*, 700 m ; *5924*, Mt. Panié ; ? 5927 *Morat 6246*, Tchamba ; *7691*, Néaoua ; *7752* ; *Nothis 455*, Paimbos ; *Schlechter 15507*, Oubatche, 1200 m ; *15575, ibid*, 600 m ; *15659*, Ou-Hinna ; *Schmid 904* ; *1571* ; *1572*, Panié, 750 m ; *3400* ; *4173*, Panié, 1200 m ; *Suprin 1109*, Ponembout ; *Veillon 207*, col des Roussettes, 600 m ; *1501* ; *1610*, Mt. Arago, 800 m ; *3603*, Panié, 900-1300 m ; *4628*, plateau de Tango, 650 m ; *5442*, Néaoua ; *Vieillard 541 p.p.*, Balade ; *2918*, Wagap ; *2920, ibid.* ; *Vieillard AE 4*, Balade.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY : In the northwest and centre, in general not on ultrabasic soil. Flowering October through April, fruiting February through November.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 307-314.

Le fruit des guis (*Loranthaceae* et *Viscaceae*) : utilité pour la taxonomie et mode de dissémination par les oiseaux

J.-A. EDOUARD & A. RAYNAL-ROQUES

Résumé : Les fruits de guis martiniquais se répartissent en deux groupes en fonction de leur taille et du type de clivage qui se manifeste dans l'épaisseur du péricarpe. Dans les genres *Phoradendron* et *Dendrophthora* les fruits sont petits (pas plus de 6 mm de longueur) et un clivage permet la séparation de l'épicarpe et du reste du fruit. Les graines entourées du mésocarpe sont avalées par les oiseaux et disséminées dans leurs déjections. Chez les genres *Psittacanthus* et *Dendropemon* les fruits sont gros de 7 à 23 mm. Le péricarpe est affecté par un clivage divisant le mésocarpe en deux parties : l'une soudée à l'épicarpe, l'autre à la graine. Seul l'ensemble épicarpe-mésocarpe est ingéré par les oiseaux disséminateurs. La graine, entourée d'une partie du mésocarpe, reste collée au bec de l'oiseau qui s'en débarrassera ultérieurement. L'ornementation de l'endocarpe fournit des critères caractéristiques de certaines espèces de *Phoradendron* et *Dendrophthora.* L'épaisseur de l'endocarpe est corrélée au type de végétation plus ou moins humide de l'habitat des parasites.

Summary : Martinican mistletoe fruits may be divided into two groups according to their size and the different kinds of cleavage appearing in the pericarp. Fruits of *Dendrophthora* and *Phoradendron* are small (no more than 6 mm long). A cleavage permits the separation of the exocarp from the rest of the fruit. Seeds enveloped by the mesocarp are ingested and disseminated through avian dejections. Fruits of *Psittacanthus* and *Dendropemon* are bigger (7 to 23 mm long). A pericarpic cleavage separates the seed with a small amount of very sticky viscin from the exocarp with the main part of the mesocarp. Only exocarp/mesocarp is ingested by the bird, the seed remains stuck on the bill of the bird which gets rid of it later. Seed ornamentations give specific distinguishing characters for some species of *Phoradendron* and *Dendrophthora*, and the thickness of the endocarp is correlated with the humidity of the parasite habitat.

Jean-Albert Edouard, Laboratoire de Cytologie et Morphogenèse Végétale, Université P. et M. Curie, 4, place Jussieu, 75005 Paris, France.
Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

A partir d'une simple observation macroscopique des fruits de Loranthacées et de Viscacées tels qu'ils apparaissent sur le terrain, divers éléments sont exploitables pour mieux connaître le parasite producteur, sur un plan taxonomique mais aussi sur un plan écologique. Le but de cette étude est d'attirer l'attention sur la manière d'appréhender ces informations.

Les observations que nous avons effectuées sur les fruits de Loranthacées et de Viscacées à la Martinique ont montré qu'il était possible de relier les modes de dissémination des fruits à l'organisation macroscopique de leur péricarpe.

Les caractéristiques de l'endocarpe des graines de guis se révèlent être en relation avec l'humidité de l'habitat du parasite.

Enfin, les graines de guis qui sont les seuls éléments à demeurer intacts après le processus de dissémination, sont susceptibles d'être utilisées pour distinguer les espèces du genre *Phoradendron*.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette étude a été réalisée dans l'île de la Martinique (Antilles Françaises) sur différentes espèces de Loranthacées et de Viscacées en particulier : *Dendropemon caribaeus* Krug & Urb., *Dendrophthora macrostachya* (Jacq.) Eichler, *Phoradendron anceps* (Sprengel) Krug & Urb., *Ph. hexastichum* (DC.) Eichler, *Ph. martinicense* (DC.) Griseb., *Ph. mucronatum* (DC.) Krug & Urb., *Ph. piperoides* (Kunth) Trelease, *Ph. tetrapterum* Krug & Urb. et *Ph. trinervium* (Lam.) Griseb.

Deux types d'observations ont été confrontés dans ce travail ; d'une part l'observation des débris de fruits présents dans les déchets alimentaires abandonnés par les disséminateurs, et d'autre part, l'observation des clivages naturels du péricarpe des fruits mûrs. Ceux-ci sont mis en évidence en pressant les fruits entre les doigts. On peut considérer que le même processus se produit dans le bec d'un oiseau disséminateur lorsque le fruit est consommé.

GÉNÉRALITÉS SUR LES FRUITS DE GUIS

Les fruits de guis ne sont pas de véritables fruits au sens botanique du terme. Les ovules sont noyés dans les tissus de la fleur mais non enveloppés dans les tuniques successives qui constituent la graine et le fruit après fécondation. Aussi, les termes employés dans ce texte sont purement fonctionnels, sans prétention d'exactitude morphologique.

Chez ces fruits, la région mésocarpique est constituée par un tissu visqueux, plus ou moins collant, appelé viscine.

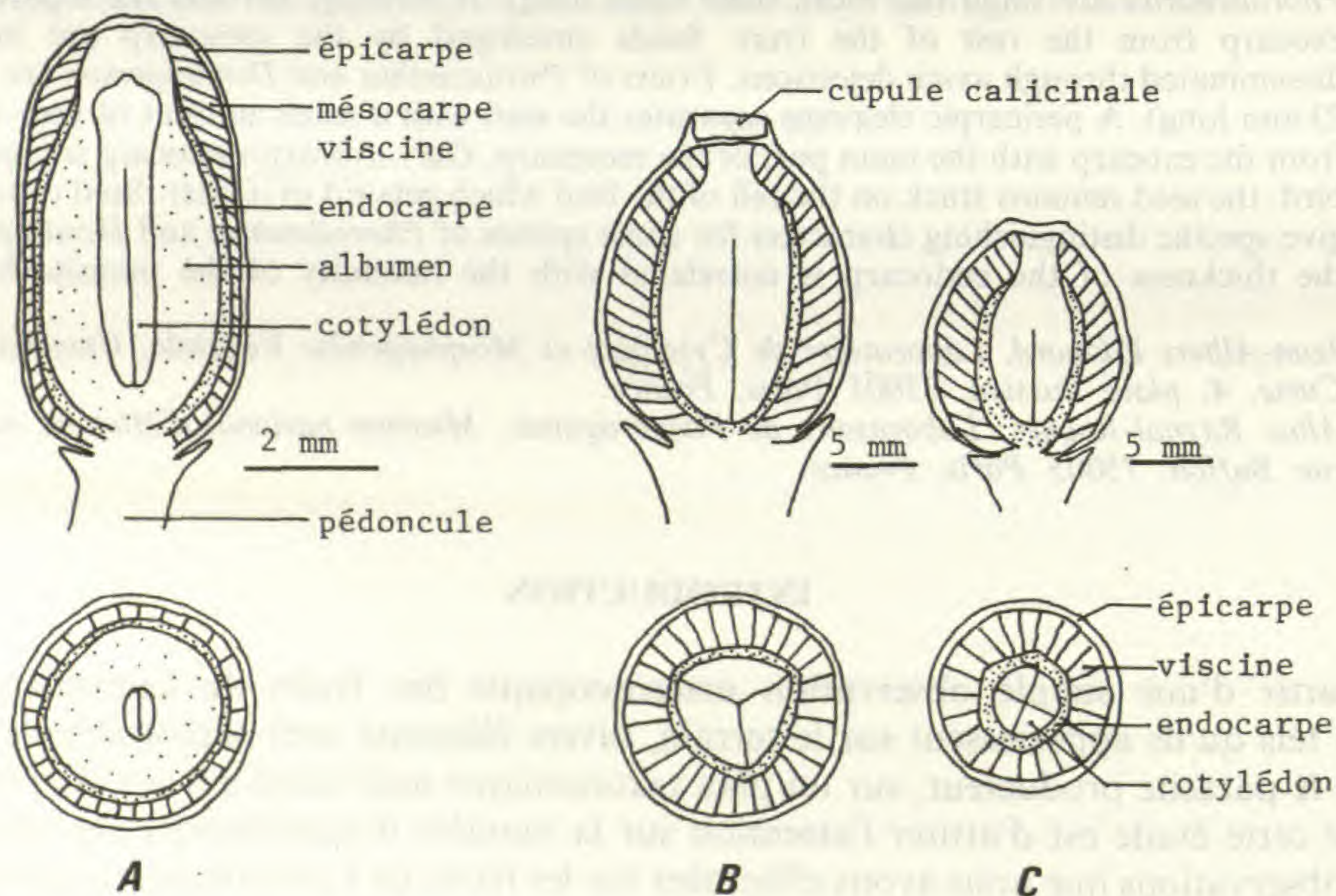


Fig. 1. — Organisation macroscopique des fruits de *Dendropemon caribaeus* (A), *Psittacanthus martinicensis* (B) et *Psittacanthus americanus* (C). *En haut*, coupe longitudinale ; *en bas*, coupe transversale.

L'hétérogénéité cellulaire de ce tissu a été soulignée lors d'études microscopiques effectuées sur divers fruits de Loranthacées et de Viscacées (Armillotta, 1984; Gedalovich & Kuijt, 1987; Gedalovich et al., 1988). Cette hétérogénéité est un reflet des fonctions variées de la viscine. Parmi les diverses fonctions de ce tissu, deux sont particulièrement importantes : 1) il permet à la graine de rester collée sur l'hôte au moment de sa dissémination; 2) il constitue un substrat nutritif, justifiant l'intérêt porté à ces fruits par différentes espèces de disséminateurs.

L'endocarpe est plaqué contre l'albumen chez les *Dendrophthora*, les *Phoradendron* et les *Dendropemon*. Mais il est directement au contact des cotylédons chez les *Psittacanthus* dont les graines sont exalbuminées (fig. 1). L'endocarpe présente de nombreux vaisseaux aux épaississements secondaires lignifiés (Armillotta, 1984). Il constitue une gaine résistante dont le rôle de protection est fondamental lorsque le fruit est avalé par des disséminateurs ou lorsque la graine est abandonnée aux intempéries après dissémination, en particulier aux fortes insolations qui pourraient entraîner un dessèchement de la graine avant sa germination.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

FORME ET TAILLE DES FRUITS DE GUIS A LA MARTINIQUE

Quatorze espèces de guis sont indiquées pour la Martinique (Edouard, 1989) : 9 espèces de *Phoradendron*, 2 espèces de *Dendrophthora*, 2 espèces de *Psittacanthus* et 1 espèce de *Dendropemon*.

A quelques nuances près, les fruits de guis à la Martinique ont tous la même forme ovoïde. En revanche leur taille peut varier du simple au décuple. Le plus petit fruit de gui existant à la Martinique est celui d'un hyperparasite *Phoradendron tetrapterum* (2 mm de longueur), et le plus grand est celui de *Psittacanthus martinicensis* qui atteint 23 mm de longueur.

Selon la taille des fruits, on peut distinguer deux groupes de guis à la Martinique :

— Ceux à petit fruits, dont la longueur est d'environ 4 mm. Ce sont les *Phoradendron* et les *Dendrophthora*.

— Ceux dont les fruits sont de taille moyenne ou grande, en général plus de 10 mm. C'est le cas des *Psittacanthus*. *Dendropemon caribaeus* est une espèce de taille intermédiaire que nous rattacherons au groupe des *Psittacanthus*.

CLIVAGES DU PÉRICARPE ET CONSÉQUENCES SUR LA DISSÉMINATION

Les clivages dans l'épaisseur du péricarpe viennent confirmer la distinction faite ci-dessus sur la taille des fruits.

Cas des fruits de *Phoradendron* et de *Dendrophthora*.

Dans ce groupe on note toujours un clivage net entre l'épicarpe et le reste du fruit (fig. 2, *A*). Par conséquent il n'est pas nécessaire pour le disséminateur d'ingérer l'épicarpe pour consommer le mésocarpe.

En revanche, chez la plupart des espèces, le mésocarpe reste étroitement lié à la graine d'où la nécessité d'ingérer la graine pour la consommer.

Les graines ne sont pas altérées par le transit digestif et sont libérées sous forme de déjections dites en chapelets (fig. 2, *B*). Le mésocarpe, malgré la digestion, demeure suffisamment collant pour assurer la cohésion de l'ensemble.

Nous avons pu identifier dans ces déjections des graines de *Phoradendron anceps, Ph. mucronatum, Ph. trinervium* et *Ph. tetrapterum.*

A la Martinique le principal responsable de ce mode de dissémination est un petit Tanagridé d'environ 12 cm de longueur, *Euphonia musica* connu localement sous le nom de Perruche (PINCHON, 1971, 1976; EDOUARD, 1989).

Chez certaines espèces telles que *Phoradendron hexastichum* et *Dendrophthora macrostachya* (deux espèces d'habitat humide), un clivage supplémentaire existe à l'intérieur même de la couche mésocarpique. Le fonctionnement de ce second clivage fait apparaître la graine entourée d'une mince couche de viscine très collante. Le clivage principal (épicarpe/mésocarpe) ne se manifeste que lorsque l'épicarpe résistant a pu être rompu, il est alors facile d'éliminer la couche mésocarpique épaisse et peu collante délimitée par les deux clivages. Une consommation des substances nutritives du fruit par les oiseaux sans ingestion de la graine est alors envisageable.

CAS DES FRUITS DE *Psittacanthus* ET DE *Dendropemon.*

Dans ce groupe, il n'existe pas de clivage net entre l'épicarpe et le mésocarpe. Lorsque des fruits de *Psittacanthus* sont écrasés entre les doigts, l'essentiel du mésocarpe reste fixé à l'épicarpe. La graine se retrouve entièrement nue sauf dans la région distale du fruit (au futur pôle d'émergence de l'hypocotyle) où subsiste une masse de viscine très collante qui reste d'ailleurs partiellement liée au reste de l'épicarpe (fig. 2, *C*).

Ainsi, pour consommer le mésocarpe le disséminateur n'a pas besoin d'ingérer la graine. Par la masse de viscine collante, la graine reste immanquablement collée au bec de l'oiseau. Pour s'en débarrasser, ce dernier devra essuyer son bec sur une branche. C'est ainsi que se réalise la dissémination des graines.

L'épicarpe ingéré est digéré et ensuite régurgité sous forme de pelotes (fig. 2, *D*). Cette hypothèse que nous avançons sur la base de l'analyse des déchets observés, est confortée par le témoignage de GODSCHALK (1983). Cet auteur a observé en mars 1977 « un *Cinnyricinclus leucogaster* Boddaert régurgitant deux pelotes composées des restes fibreux de la couche charnue de fruits d'une Loranthacée africaine *Tapinanthus leendertziae* ». Les Sturnidés sont une famille de l'Ancien Monde qui n'a pas de représentant à la Martinique mais nous ne doutons pas qu'un comportement similaire se produise chez des espèces de l'île.

Les oiseaux responsables de la dissémination des *Psittacanthus* à la Martinique, appartiennent semble-t-il à la famille des Mimidés, tels que *Margarops fuscatus densirostris*, la grosse grive et *Allenia fusca*, la grive fine, et également à la famille des Viréonidés avec l'espèce *Vireo altiloquus* (EDOUARD, 1989).

Chez les *Dendropemon caribaeus* les clivages du péricarpe sont comparables à ceux des *Psittacanthus* et on observe le même type de déchets alimentaires dans les régions infestées par ce parasite. Mais il paraît vraisemblable que les disséminateurs de ces fruits soient différents de ceux des fruits de *Psittacanthus* car les fruits de ces derniers mesurent le plus souvent entre 1 et

2 cm de longueur alors que ceux de *Dendropemon caribaeus* ne dépassent jamais 0,8 cm de longueur. La différence de taille entre ces deux fruits peut paraître relativement faible sur ces chiffres mais elle devient beaucoup plus significative lorsque l'on compare la surface déployée par l'ensemble épicarpe-mésocarpe qui est l'élément précisément ingéré par l'oiseau.

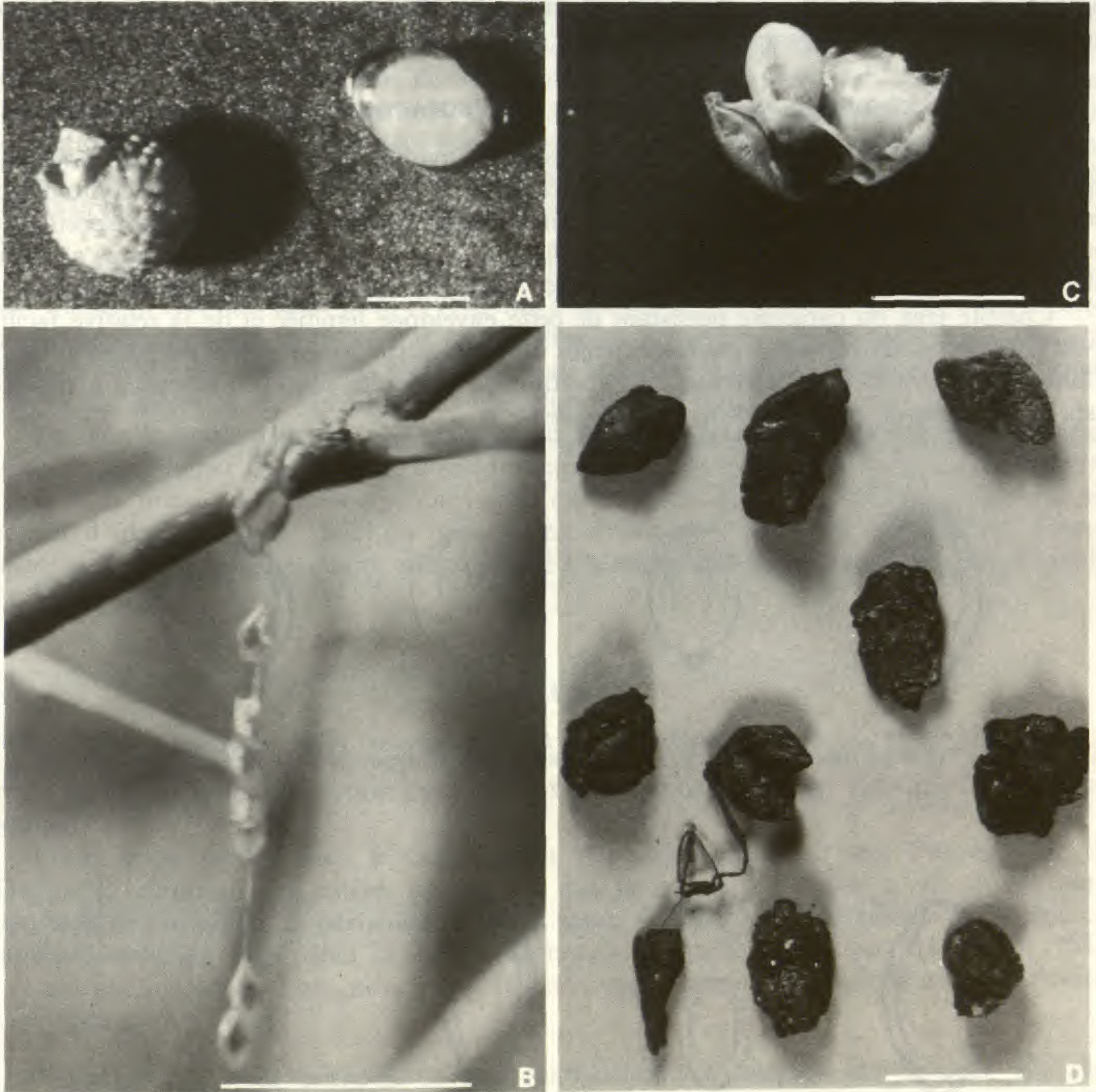


Fig. 2. — **A**, graine entourée de viscine et fruit de *Phoradendron mucronatum*; **B**, déjection en chapelet contenant des graines de *Phoradendron mucronatum*; **C**, fruit de *Psittacanthus martinicensis* (après éclatement entre les doigts) montrant le mode de clivage du péricarpe; **D**, pelotes abandonnées par les oiseaux disséminateurs après consommation des fruits de *Psittacanthus martinicensis*. (Le trait d'échelle représente 2 mm pour la photo A et 2 cm pour les photos B à D).

INTÉRÊT TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GRAINES

Après la dissémination, la graine est la seule partie du fruit à demeurer toujours intacte. Elle se retrouve parfois très éloignée de la plante mère. Dans ce cas la graine constitue le seul support de diagnose pour le botaniste et pour l'écologiste qui cherche à connaître les mécanismes de la dispersion des espèces à l'intérieur d'une aire.

INTÉRÊT TAXONOMIQUE DES GRAINES CHEZ LES PHORADENDRON ET LES DENDROPHTHORA.

En observant les graines de ces Viscacées, nous avons constaté que les épaississements lignifiés de l'endocarpe dessinent des motifs très nets à la surface des graines. La combinaison des motifs de l'endocarpe et de la forme des graines constituent des caractéristiques spécifiques, malgré les variations individuelles observées (fig. 3). Ce critère d'identification nous a permis une détermination rapide et fiable des graines contenues dans les déjections d'oiseaux.

Compte tenu du caractère persistant de cette enveloppe lignifiée et de la relative facilité avec laquelle on retrouve des graines fraîches ou séchées sur les branches du parasite ou de l'hôte, il serait intéressant d'élargir l'observation de ce critère de reconnaissance à d'autres espèces des genres *Dendrophthora* et *Phoradendron.*

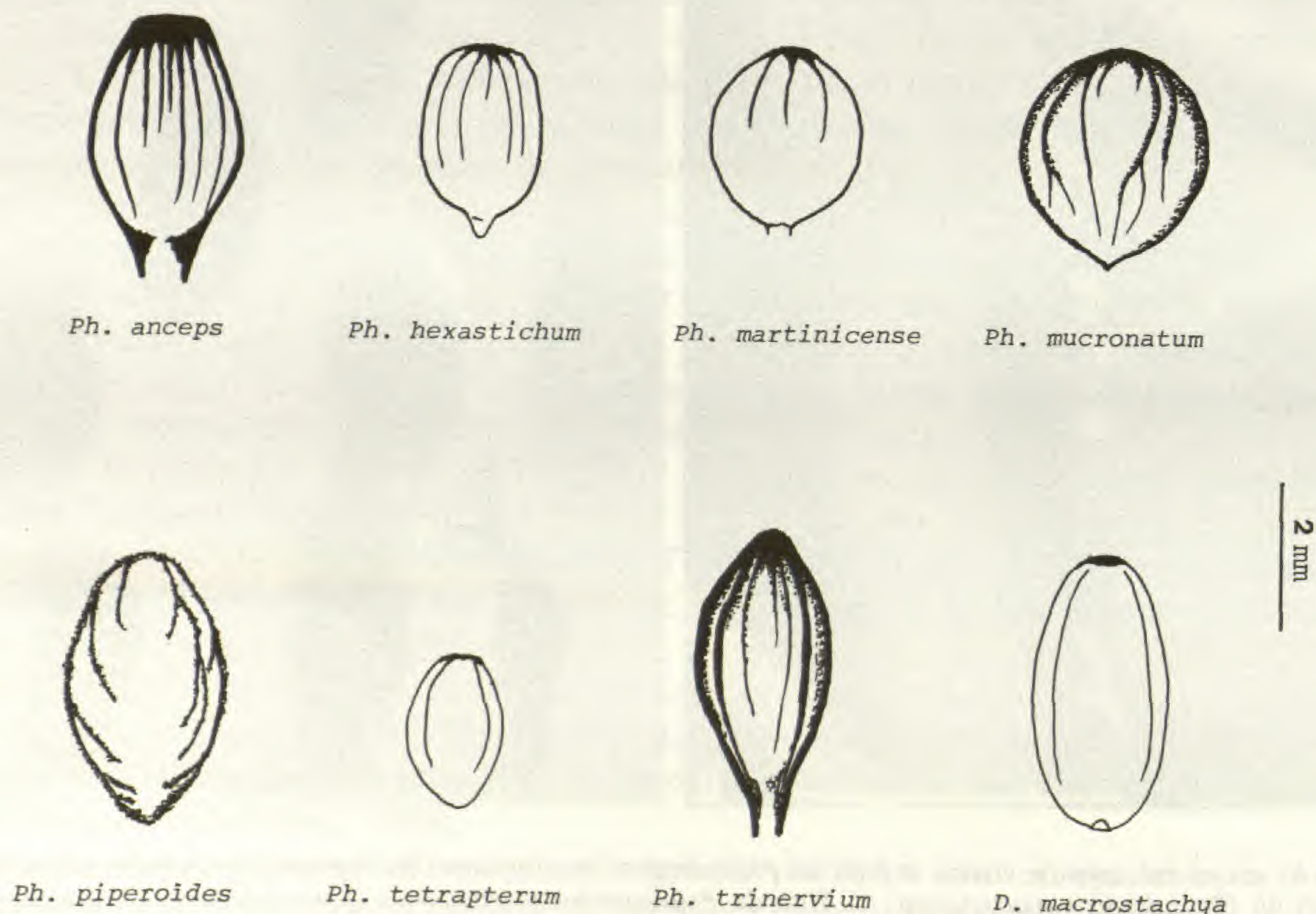


Fig. 3. — Aspect morphologique des graines de *Dendrophthora macrostachya* et de différentes espèces de *Phoradendron* observés dans les Antilles françaises.

L'ÉPAISSEUR DE L'ENDOCARPE ET L'HABITAT.

L'épaisseur de l'endocarpe est en corrélation avec le degré d'humidité de l'habitat climatique du parasite. Chez les espèces des régions humides, cette partie du tégument est plus mince et comporte en général moins de motifs épaissis que chez les espèces des régions sèches. Ainsi chez les graines disséminées de *Phoradendron hexastichum, Ph. martinicense* et *Dendrophthora macrostachya* (plus de 3000 mm d'eau par an), l'albumen chlorophyllien est observable par transparence à travers l'endocarpe mince. En revanche chez *Ph. mucronatum* qui occupe souvent des habitats secs (aux environs de 1500 mm d'eau par an), l'albumen est presque totalement dissimulé derrière l'épais endocarpe. L'épaisseur de l'endocarpe apparaît d'autant plus nettement qu'il s'est desséché à l'air libre. Dans ce cas il prend une teinte blanc-crème.

La plupart des spécimens de *Ph. anceps* collectés à la Martinique l'ont été dans des régions assez humides, recevant entre 2000 et 3500 mm d'eau par an. Pourtant l'endocarpe des graines de cette espèce présente de nombreux épaississements. Cet aspect est corrélé à son aptitude à coloniser parfois des régions plus sèches. Ainsi au Morne Gommier (Le Marin) où nous avons observé un spécimen, la pluviosité est inférieure à 1500 mm d'eau par an.

Par son hyperparasitisme systématique, le *Ph. tetrapterum* nous paraissait une espèce intéressante à étudier dans le cadre d'une recherche orientée vers la lutte biologique. Mais en raison de la finesse de l'endocarpe chez cette espèce nous sommes amenés à penser que sa capacité d'adaptation à des habitats trop secs est douteuse. En se basant sur le même critère, *Psittacanthus americanus* apparaît mieux adapté à la sécheresse que *Psittacanthus martinicensis* (fig. 1).

CONCLUSION

Les graines de guis sont le support d'un ensemble d'informations qui peuvent être mises à profit, tant pour la détermination des espèces sur le terrain, que pour une approche de leur écologie.

Cette étude menée dans le cadre précis des Loranthacées et des Viscacées de la Martinique, élargirait son intérêt pratique si elle pouvait être étendue à un groupe plus important de parasites. En particulier, pour le genre américain *Phoradendron* — 190 espèces d'après MABBERLEY (1987) dont 25 espèces reconnues aux Antilles (KELLOGG & Howard, 1986) — la morphologie des graines, nous paraît être un caractère taxonomique intéressant à prendre en compte dans l'avenir.

REMERCIEMENTS : Nous remercions G. SALLÉ (Laboratoire de Cytologie et Morphogenèse Végétale, Université de Paris VI) pour sa contribution à la réalisation de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

ARMILLOTTA, A. A., 1984. — *Etude de la résistance au gui* (*Viscum album* L.). Thèse 3e Cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 127 p.

EDOUARD, J. A., 1989. — *Les phanérogames parasites de la Martinique, écologie et quelques aspects de leur biologie*. Thèse de l'Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 307 p.

GEDALOVICH, E. & KUIJT, J., 1987. — An ultrastructural study of the viscin tissue of Phthirusa pyrifolia (HBK) Eichler (Loranthaceae). *Protoplasma* 137 : 145-155.

GEDALOVICH, E., KUIJT, J. & CARPITA, N. C., 1988. — Chemical composition of viscin and adhesive involved in dispersal of the parasite Phoradendron californicum (Viscaceae). *Phys. Mol. Plant Pathology* 32 : 61-76.

GODSCHALK, S. K. B., 1983. — A biochemical analysis of fruit of Tapinanthus leendertziae. *S. Afr. Tydskr. Plantk*. 2 : 42-45.

KELLOGG, E. A. & HOWARD, R. A., 1986. — The west indian species of Phoradendron (Viscaceae). *J. Arnold Arbor*. 67 : 65-107.

MABBERLEY, D. J., 1987. — *The plant book ; a portable dictionary of the higher plants*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 706 p.

PINCHON, R. P., 1971. — *D'autres aspects de la nature aux Antilles*. Fort de France, 233 p.

PINCHON, R. P., 1976. — *Les oiseaux, faune des Antilles françaises*. 2e édition, Fort de France, 326 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 315-318.

On Vietnamese *Amentotaxus* (*Taxaceae*)

D. K. FERGUSON

Summary : A detailed description of *Amentotaxus poilanei* (De Ferré & Rouane) D. Ferg. *comb. et stat. nov.*, from the Kontum Massif is presented. The species is compared with *A. yunnanensis* H. L. Li and *A. formosana* H. L. Li.

Résumé : Une description détaillée de *Amentotaxus poilanei* (De Ferré & Rouane) D. Ferg. *comb. et stat. nov.* du massif de Kontum est présentée. L'espèce est comparée à *A. yunnanensis* H. L. Li et *A. formosana* H. L. Li.

David K. Ferguson, Department of Botany, University of Antwerp (RUCA), Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerp, Belgium.

AS TARDIEU-BLOT (1964 : 353) has pointed out our knowledge of the Vietnamese flora owes much to plant collectors such as Alfred PÉTELOT (1885-1958) and Eugène POILANE (1888-1964). However, as so often happens when more than one person is working in the same field, a rivalry developed between the protagonists. In the case of PÉTELOT and POILANE this resulted in an unfortunate incident in which PÉTELOT destroyed at least one of POILANE's spécimens. In August 1933 PÉTELOT found *Amentotaxus* growing in Chapa (*Pételot 3897*). This was a significant discovery for at that time *Amentotaxus* was considered to be endemic to China (including Taiwan). Admittedly Chapa (Tonkin) is not far from Makwan (Yunnan) where H. T. TSAI had collected it in the previous year (*H. T. Tsai 51887*). However it soon transpired that the genus extended as far south as the Braïan Massif near Djiring, where it was widely disseminated in the primary forest. The indefatigable POILANE was responsible for finding it there (*Poilane 24178*). POILANE's specimen was cited by his mentor Auguste CHEVALIER in his review of Indo-Chinese Conifers (CHEVALIER, 1944 : 11).

The present author has been unable to trace *Poilane 24178*, but has examined another Vietnamese specimen which POILANE collected in the Kontum Massif (*Poilane 32686*). It is this specimen that is the subject of the present communication.

When CHEVALIER (1944) published his review, *Amentotaxus* was still considered to be a monotypic genus. He therefore referred *Pételot 3897* and *Poilane 24178* to *A. argotaenia* (Hance) Pilger. In 1952 a revision of the genus was published by H. L. LI, in which he recognized a total of four species. Despite DE FERRÉ's original doubts, PÉTELOT's specimen indisputably belongs to *A. yunnanensis* H. L. Li, while *Poilane 32686* clearly represents a separate taxon. It has been described as *A. yunnanensis* H. L. Li var. *poilanei* De Ferré & Rouane (DE FERRÉ & ROUANE, 1978 ; GAUSSEN, 1979) on the basis of its shorter and narrower leaves. A detailed study of the leaf anatomy which has been undertaken by the present author indicates the importance which should be attached to these characters in the infrageneric classification of *Amentotaxus* (FERGUSON, 1978, 1985). Anatomical features have served to

underscore the differences between the POILANE specimen and *A. yunnanensis* H. L. Li var. *yunnanensis*. In order to bring DE FERRÉ & ROUANE's taxon into line with current concepts their variety requires to be given specific status.

Amentotaxus poilanei (De Ferré & Rouane) D. Ferg., *comb. et stat. nov.*

Amentotaxus yunnanensis H. L. LI var. *poilanei* DE FERRÉ & ROUANE, Trav. Lab. For. Toulouse 9 (1) : 3 (1978); GAUSSEN, Les Gymnospermes actuelles et fossiles 15 : 61 (1979).

Amentotaxus formosana auct. : M. SCHMID, Végétation du Viet-Nam : 134 (1974), *non* H. L. LI, J. Arnold Arbor. 33 : 196 (1952).

Tree up to 20 m, trunk reaching 3 m in circumference, ultimate branchlets opposite, arising at 25-60°, glabrous, 1.6-5.5 mm across, square in cross-section. Buds ovoid, 4.5-8.5 mm long, 2.0-5.4 mm broad, square in cross-section, bud-scales decussate, caducous, outer ones triangular, inner ones oblong, keeled, mucronate, mucro 0.1 mm long.

Leaves opposite, spreading, shortly (1-5 mm) petiolate, persisting for up to 4 years, spaced every 5-12 mm, narrowly oblong, — elliptical or — oblanceolate, straight, falcate or somewhat S-shaped, (30-)50-81(-91) mm long, (4.3-)5.5-8.4 mm broad, (7-)9-11(-12) times longer than broad, gradually tapering to an acute apex and a narrowly cuneate base, margin entire, strongly revolute in dried state but lacking a lignified flange, leaf one-nerved, bifacial, adaxially rugose/wrinkled in dried state with raised mid-rib 0.2-0.5 mm broad, abaxially divided into five zones : central, costal, zone (0.85-)1.3-1.8 mm wide flanked on either side by a white to light creamy-grey stomatal band 0.9-2.4 mm wide, marginal band (0.55-)0.8-1.3 mm wide, 0.39-0.64(-0.73) times the breadth of the stomatal band. Vascular bundle in mid-rib surrounded by a ring of scattered fibres and overlying a single resin duct 70-126 μm in diameter; vascular bundle flanked on either side by a narrow band (145-390 μm) of transfusion tissue. Palisade uniseriate, spongy mesophyll compact, cells elongated at right angles to the mid-rib except at leaf margin. Buckled and sometimes shortly ramified fibres present between epidermis and palisade (19-42 μm in diameter) and in spongy mesophyll (17-31 μm in diameter). Stomata sunken, partly lignified, accessory cells 4-9, actinocytic; stomatal index ca. 17 %.

Staminate racemes borne with new flush of leaves on leader or lateral twigs, 3-4 per bud, 25-45 mm long at maturity, bearing mostly paired spheroidal or ovoid fascicules of stamens up to 4 mm long. Stamens shortly stipitate, peltate, 1.1-1.8 mm in diameter, bearing 4-8 pollen sacs on their lower surface. Pollen inaperturate, spheroidal, ellipsoidal or ovoid, 21-46 μm in diameter, exine ca. 1 μm thick, scabrate. Ovulate flowers and mature seeds unknown.

TYPE : *Poilane 32686*, Vietnam, prov. de Kontum, Massif du Ngok Pan), 2300 m, 13 Dec. 1946 (holo-, P!; iso-, BM!, US!).

HABITAT : Emerging from and dominating bamboo thicket on granitic soil.

DE FERRÉ & ROUANE (1978) and GAUSSEN (1979) distinguished the above taxon from *A. yunnanensis* H. L. Li on the basis of the length and breadth of the leaves. They cite the leaves of the former as being 4.5-8.5 × 0.7-0.8 cm and those of the latter as 6-12 × 1-1.5 cm. Leaf size is at best a character of dubious value, being subject to innumerable ecological factors. A quantitative analysis demonstrates that they underestimated the amount of variation. There is

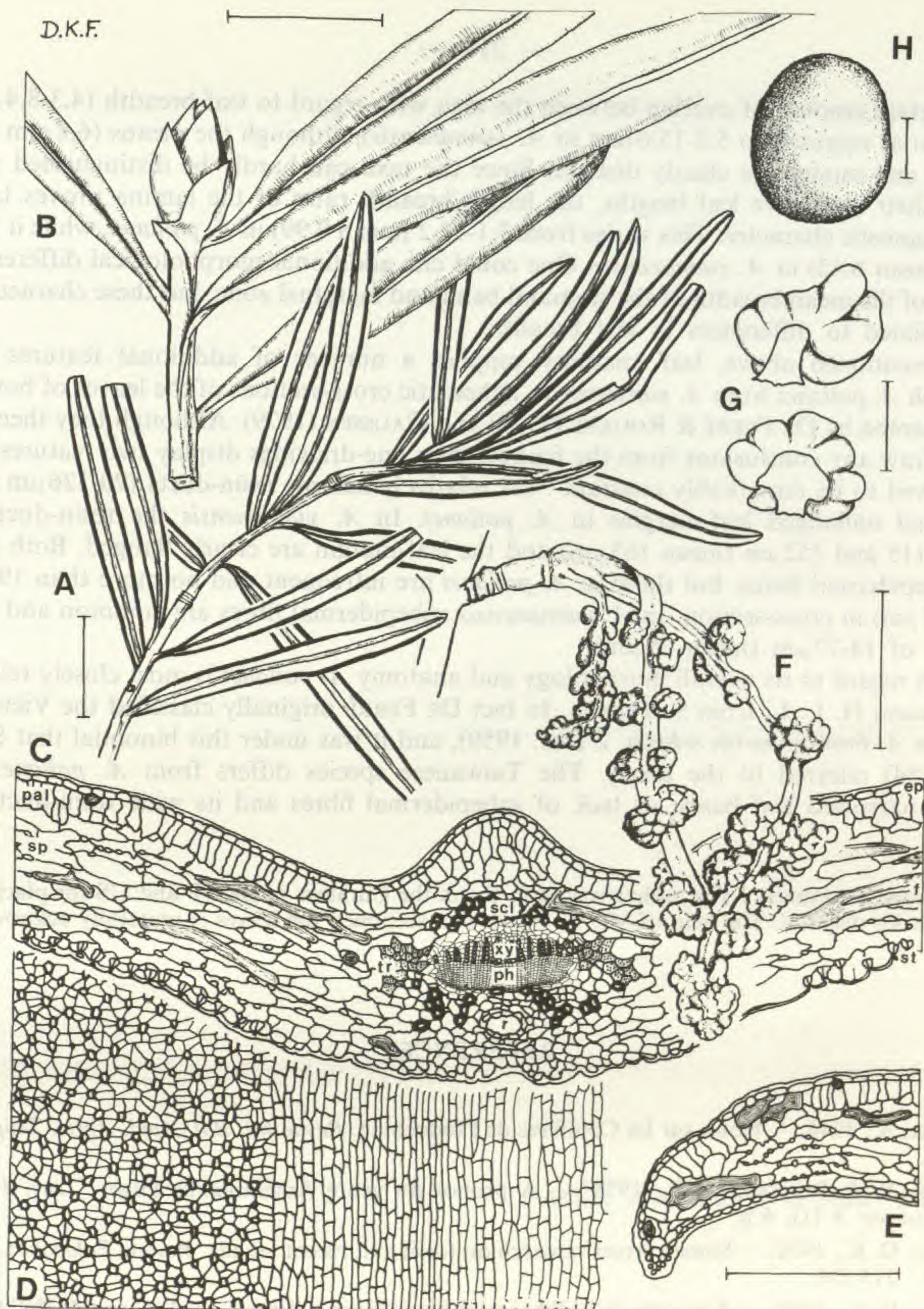


Fig. 1. — **Amentotaxus poilanei** (De Ferré & Rouane) D. Ferg., based on *Poilane 32686* (P). **A**, three-year old branchlet displaying broad stomatal bands on the abaxial leaf surface (bar = 2 cm). **B**, shoot apex illustrating the extremely cuneate leaf bases and the ovoid buds with decussate bud-scales (bar = 1 cm). **C**, cross-section of leaf displaying cell-detail in costal region (ep = epidermis, f = fibre, pal = palisade, ph = phloem, r = resin duct, scl = sclerenchyma, sp = spongy mesophyll, st = stoma, tr = transfusion tissue, xy = xylem). **D**, epidermal cells of the abaxial leaf surface drawn to the same scale as C ; elongate cells of the costal zone on the right, polygonal accessory cells surrounding the stomatal orifices on the left. **E**, cross-section of leaf margin drawn to the same scale as C and D (bar = 500 μm). **F**, staminate racemes bearing fascicles of stamens (bar = 1 cm). **G**, individual stamens with pollen sacs, some of which are aborted (bar = 1 mm). **H**, scabrate pollen grain (bar = 10 μm).

even a certain amount of overlap between the taxa with regard to leaf breadth (4.3-8.4 mm in *A. poilanei* as opposed to 5.5-15.6 mm in *A. yunnanensis*), although the means (6.8 mm versus 10.3 mm) and modes are clearly distinct. Since the taxa can hardly be distinguished on the basis of their respective leaf lengths, the length/breadth ratio of the lamina proves to be a useful diagnostic character. This varies from 7.1-12.2 (mean 9.99) in *A. poilanei*, while it is only 3.0-9.3 (mean 6.42) in *A. yunnanensis*. One could cite additional morphological differences in the form of the mean breadth of the stomatal band and marginal zone, but these characters are clearly related to differences in leaf breadth.

As mentioned above, leaf anatomy supplies a number of additional features which distinguish *A. poilanei* from *A. yunnanensis*. Schematic cross-sections of the leaves of both taxa were presented by De Ferré & Rouane (1978) and Gaussen (1979). Although they themselves did not draw any conclusions from the figures, their line-drawings display two features which have proved to be remarkably constant : the relatively narrow resin-ducts (70-126 μm ; mean 96 μm) and unflanged leaf-margins in *A. poilanei*. In *A. yunnanensis* the resin-ducts vary between 115 and 252 μm (mean 165 μm) and the leaf-margin are clearly flanged. Both species have subepidermal fibres, but those in *A. poilanei* are infrequent and no more than 19-42 μm (mean 27 μm) in cross-section. In *A. yunnanensis* subepidermal fibres are common and have a diameter of 14-77 μm (mean 39 μm).

With regard to its overall morphology and anatomy *A. poilanei* is most closely related to *A. formosana* H. L. Li from S. Taiwan. In fact De Ferré originally classified the Vietnamese species as *A. formosana* (*in scheda*, 2 Dec. 1959), and it was under this binomial that Schmid (1974 : 134) referred to the taxon. The Taiwanese species differs from *A. poilanei* in its abruptly narrowed leaf bases, its lack of subepidermal fibres and its wide resin-ducts (105-196 μm).

Acknowledgements : The author wishes to thank the Curators of BM, P and US for placing their material at his disposal. The help of Mr. F. Neefs who sectioned the leaves is gratefully acknowledged.

REFERENCES

Chevalier, A., 1944. — Notes sur les Conifères de l'Indochine. *Revue Int. Bot. Appl. Agric. Trop.* 24 : 7-34.

De Ferré, Y. & Rouane, M. L., 1978. — A propos du genre Amentotaxus Pilger. *Trav. Lab. For. Toulouse* 9 (1), 6 p.

Ferguson, D. K., 1978. — Some current research on fossil and recent taxads. *Review Palaeobot. Palynol.* 26 : 213-226.

Ferguson, D. K., 1985. — A new species of Amentotaxus (Taxaceae) from northeastern India. *Kew Bull.* 40 (1) : 115-119.

Gaussen, H., 1979. — *Les Gymnospermes actuelles et fossiles* 15. *Les Taxines.* Imprimerie Douladoure, Toulouse, 82 p.

Li, H.-L., 1952. — The genus Amentotaxus. *J. Arnold Arbor.* 33 (2) : 192-198.

Schmid, M., 1974. — *Végétation du Viet-Nam.* ORSTOM, Paris, 243 p.

Tardieu-Blot, M.-L., 1964. — Eugène Poilane 1888-1964. *Adansonia*, ser. 2, 4 (3) : 351-354.

Achevé d'imprimer le 16 février 1990.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 21 octobre 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 003 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

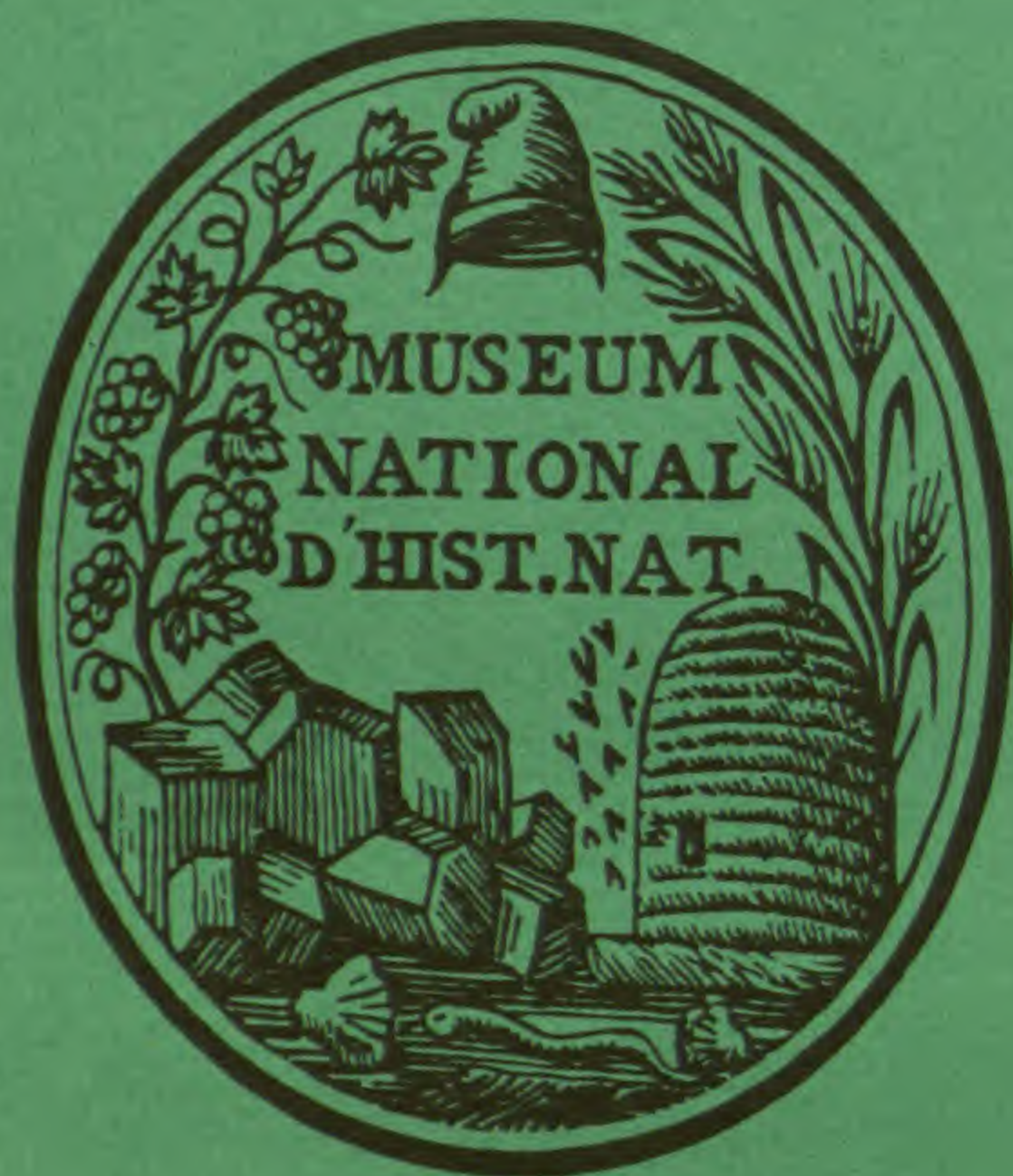
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 16 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

4e SÉRIE T. 11 1989 N° 4

Octobre-Décembre 1989

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'Année 1989 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, **11**, 1989, section B, *ADANSONIA*, n° 4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

René Letouzey (1918-1989) 325

BRETELER, F. J. — Une nouvelle espèce de Dichapetalum Thouars (Dichapetalaceae) du Cameroun 333

A new species of Dichapetalum Thouars (Dichapetalaceae) from Cameroun.

MALAISSE, F. — Monadenium letouzeyanum, Euphorbiacée nouvelle des forêts claires zambésiennes de type miombo humide 337

Monadenium letouzeyanum, a new species of Euphorbiaceae from the open zambesian forests of the humid miombo type.

ROBBRECHT, E. — A remarkable new Chazaliella (African Psychotrieae), exemplifying the taxonomic value of pyrene characters in the Rubiaceae 341

Une remarquable nouvelle espèce de Chazaliella (Psychotrieae africaine), montrant la valeur taxonomique des caractères des pyrènes chez les Rubiacées.

RAYNAL-ROQUES, A. — Un nouveau Striga (Scrophulariaceae) de l'Ouest africain. 351

A new Striga (Scrophulariaceae) from West Africa.

BAHUCHET, S. — Les noms d'arbres des Pygmées de l'Ouest du bassin congolais. 355

Tree names of the Pygmies of the western Congo basin.

LEEUWENBERG, A. J. M. — Series of revisions of Apocynaceae XXXII. A new species of Rauvolfia from Gabon and Congo 367

Révisions des Apocynaceae XXXII. Une nouvelle espèce de Rauvolfia du Gabon et du Congo.

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXVI 369

Contribution to the study of the orchids of Madagascar and the Mascarenes. XXVI.

TRIEST, L. — Electrophoretic divergence between Najas marina L. and N. horrida Magn. from N.E. Natal, South Africa 383

Divergence électrophorétique entre Najas marina L. et N. horrida Magn. du N.E. Natal, Afrique du Sud.

MISSOURI BOTANICAL
JUL 5 1990
GARDEN LIBRARY

BAMPS, P. — Rotala letouzeyana, Lythracée nouvelle du Zaïre 389

Rotala letouzeyana, a new Lythraceae from Zaire.

GEERINCK, D. — A propos de la spéciation chez Eulophia Lindley (Orchidaceae) et description d'une nouvelle espèce, E. letouzeyana Geerinck, d'Afrique centrale. 391

On speciation in Eulophia Lindley (Orchidaceae) and the description of a new species, E. letouzeyana Geerinck, from central Africa.

LEROY, J.-F. — Taxonomie des Meliaceae malgaches : espèces nouvelles du genre Malleastrum (Baillon) J.-F. Leroy 397

Taxonomy of Madagascan Meliaceae : new species of Malleastrum (Baillon) J.-F. Leroy.

VERDCOURT, B. — Note on Domenico Vigni and the origin of the generic name Vigna (Leguminosae-Phaseoleae).................................. 403

Note à propos de Domenico Vigni et origine du nom générique Vigna (Leguminosae-Phaseoleae).

LEWALLE, J. L. & AVELLA, T. — Les graines de Plantago palmata (Plantaginaceae) en microscopie électronique à balayage 407

The seeds of Plantago palmata (Plantaginaceae) as seen by scanning electron microscopy.

LEBRUN, J.-P. & STORK, A. L. — Un Kleinia nouveau (Asteraceae) d'Ethiopie méridionale 413

A new Kleinia (Asteraceae) from southern Aethiopia.

GOLDBLATT, P. & DE VOS, M. P. — The reduction of Oenostachys, Homoglossum and Anomalesia, putative sunbird pollinated genera, in Gladiolus L. (Iridaceae-Ixioideae) 417

Mise en synonymie de Oenostachys, Homoglossum et Anomalesia, genres présumés pollinisés par des souïmangas, avec Gladiolus L. (Iridaceae-Ixioideae).

SONKÉ, B. — Un Oxyanthus (Rubiaceae-Gardenieae) nouveau du Kivu (Zaïre) ... 429

A new Oxyanthus (Rubiaceae-Gardenieae) from Kivu (Zaire).

HIEPKO, P. & SCHOLZ, H. — Additions et corrections à la « Flore analytique du Togo » 433

Additions and corrections for the « Flore analytique du Togo ».

HUBER, H. — Trois nouvelles espèces d'Asclepiadales du Cameroun............. 447

Three new species of Asclepiadales from Cameroun.

LISOWSKI, S. — Nouvelle espèce du genre Senecio (Compositae) du Kivu (Zaïre). 453

A new species of Senecio (Compositae) from Kivu (Zaire).

BAMPS, P. & LE THOMAS, A. — L'identité d'Artabotrys rhopalocarpus Le Thomas, Annonacée africaine 455

The identity of Artabotrys rhopalocarpus Le Thomas, an African Annonaceae.

LIBEN, L. — A propos de Gambeya africana (A. DC.) Pierre (Sapotaceae) 459

On Gambeya africana (A. DC.) Pierre (Sapotaceae).

BOS, J. J. — Clef des Violaceae ligneuses pour la partie occidentale de l'Afrique centrale 461

Key to the woody Violaceae of the western part of Central Africa.

Ce fascicule est dédié à la mémoire de René LETOUZEY

*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 325-332.

René Letouzey (1918-1989)

C'est avec tristesse que le Laboratoire de Phanérogamie et l'ensemble du Muséum apprenaient le décès survenu à Versailles le 4 août 1989 du Docteur René LETOUZEY. Depuis près d'un an, une très douloureuse maladie l'avait éloigné du Laboratoire de Phanérogamie, mais il continuait cependant à s'occuper des travaux en cours de ses élèves.

Né le 21 octobre 1918, René LETOUZEY poursuivit de brillantes études au Lycée Jean-Baptiste Say à Paris qui le conduisirent directement à préparer, sans enthousiasme, comme il le disait lui-même, l'Ecole de Physique et de Chimie de la Ville. Une rencontre fortuite avec un inspecteur des Eaux et Forêts va modifier ses objectifs. C'est tout d'abord l'Institut National Agronomique, puis, après un arrêt dû à la Seconde Guerre Mondiale, l'Ecole des Eaux et Forêts où il est particulièrement influencé par son Directeur, Ph. GUINIER, botaniste forestier et écologiste. La fin de cycle d'étude est occupée par un stage de spécialisation tropicale effectué en partie au Laboratoire de Botanique du Muséum sous la direction des Professeurs H. HUMBERT et F. PELLEGRIN et aussi à Nogent-sur-Marne à la Section Technique des Bois avec A. AUBRÉVILLE et D. NORMAND.

Après quelques faux départs (Indochine, Sénégal), il est affecté au Cameroun en 1945, pays où il séjourne pendant 15 années (1945-1960) et auquel il reste toujours sentimentalement très attaché. C'est là, dans les diverses tâches incombant à un forestier colonial, dans un pays désorganisé de l'après-guerre, qu'il va pouvoir donner toute la mesure de ses capacités d'organisateur et de chercheur. Tout d'abord il va diriger une Inspection Forestière des Montagnes de l'Ouest du Cameroun, puis, dès 1948, il est placé à la tête d'une Section de Recherches Forestières à Yaoundé dont les attributions s'étendent à tous les domaines de la foresterie et à tout le pays. Il est amené à s'occuper aussi bien de la protection du gorille que de l'anatomie du bois, de créations de réserves que de règlements d'exploitation forestière. Tout cela fut certainement fort exaltant et fécond car tout, ou presque, restait à faire.

Pendant cette longue période outre-mer, il profite de ses moments de loisirs et de ses déplacements pour s'intéresser à la flore et à la végétation du pays. Les collections rassemblées sont le noyau du futur Herbier National du Cameroun. De nombreuses missions hors du pays d'affectation émaillent ces années fécondes depuis l'Asie centrale, l'U.R.S.S., jusqu'à la Colombie sans compter différentes parties de l'Afrique et lui permettent certainement des comparaisons enrichissantes entre les divers types de végétation observés. C'est aussi pendant ses congés administratifs qu'il obtient son titre de Licencié en Sciences Naturelles.

Devant les modifications politiques qui se précisent dans tous les pays africains, il prend un virage important qui va modifier complètement sa carrière administrative. En 1959-1960, le Professeur A. AUBRÉVILLE, grand botaniste africaniste, qui dirigeait la chaire de Phanérogamie, l'incite à entrer au C.N.R.S., qui l'affecte ensuite au Muséum. Pendant près de trente ans

il œuvre efficacement dans cette institution, partageant son temps entre la France et le Cameroun (près de 20 missions) dont il étudie la flore et la végétation.

Une grande partie de son activité pendant ces années au Muséum sera la Systématique. Les récoltes importantes effectuées dans tous les milieux durant ses déplacements, et la difficulté de reconnaître les espèces, renforce chez lui l'idée qu'il faut poursuivre les recherches en Taxonomie. Très conscient du retard important de la connaissance floristique de l'Afrique et du monde tropical en général, il pense que la priorité doit être donnée aux « inventaires linnéens », comme il se plaît à le dire, quitte à repousser à plus tard les travaux de systématique plus fins, plus complexes. Bien entendu de telles recherches, pour lui, devaient être menées intelligemment. Toute détermination doit être accompagnée d'indications utiles : morphologiques, ethnobotaniques, économiques, écologiques, etc... Ces inventaires débouchent directement sur l'élaboration des Flores dépassant le simple stade du catalogue. Elles sont, ou tout au moins, devraient être à la base d'autres travaux allant de la pédologie à la nutrition humaine en passant par la linguistique, la phytopathologie, l'horticulture. Logiquement R. LETOUZEY s'attache à promouvoir de telles études en tant qu'auteur — puisqu'il publie dans la Flore du Cameroun et dans celle du Gabon dix familles particulièrement importantes pour la physionomie et la composition de la végétation, ainsi que près de 23 articles sur la systématique de divers groupes — mais aussi en tant que responsable. C'est en effet lui, en accord avec A. AUBRÉVILLE et ses successeurs, qui est la cheville ouvrière de la publication, dès 1963, d'une « Flore du Cameroun » et il a été certainement un des meilleurs animateurs que le Laboratoire de Phanérogamie ait eu pendant de nombreuses années. Jusqu'à sa mort, avec l'aide de quelques collaborateurs de confiance, il s'occupe de recruter des auteurs, surveiller la préparation des manuscrits, la réalisation de l'iconographie (la Flore du Cameroun est une des plus richement illustrées), trouver les fonds, tout cela exécuté dans la plus grande discrétion car son nom n'apparaît nulle part dans tous les fascicules publiés dont il n'est pas l'auteur.

Parallèlement à cette activité scientifique, l'importance de la collection s'impose à lui. Il œuvre abondamment pour la promotion et le développement de l'Herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle. Son action dans ce domaine n'a pas toujours été comprise et il reste profondément déçu de l'indifférence — se traduisant par un manque de moyens — pour une banque de données aussi riche que celle de Paris, que toutes les autres institutions nous envient. Grâce à ses relations excellentes avec le Cameroun, ce pays lui confie la réalisation de son Herbier National. Il est particulièrement fier et heureux d'avoir pu construire un bâtiment fonctionnel, équipé d'une façon pratique, sans aucun doute la plus belle réalisation en région tropicale dans ce domaine de ces dernières années. Les collections en grande partie déterminées, rangées de façon commode, ont pour fond principal ses propres récoltes qui s'élèvent à près de 15.200 échantillons. Avec son équipe de chercheurs et de techniciens camerounais, presque tous formés par lui, cette Institution reste une des plus efficaces d'Afrique intertropicale et une de ses plus grandes réussites.

Mais R. LETOUZEY ne se considère pas seulement comme un Systématicien sensu stricto, mais plutôt comme un Phytogéographe. Ayant parcouru le Cameroun dans presque toutes ses régions, il eut dès 1959, l'idée d'établir une carte de la végétation de ce pays. L'étude entreprise suivant les principes de H. GAUSSEN, fut au départ dirigée et conseillée par J.-L. TROCHAIN. Il a prospecté la totalité du territoire situé au Sud du 7^{e} parallèle, par carré de 10.000 km^{2}. Les connaissances acquises lui permirent de rédiger en 1966 une Thèse de Doctorat d'Etat intitulée



René LETOUZEY en 1985

« Etude phytogéographique du Cameroun » dans laquelle il fait le point sur ce qui était connu. Depuis, publié et largement diffusé, cet ouvrage reste un document fondamental pour qui veut s'occuper de végétation bien sûr, mais aussi d'autres domaines du monde végétal car les renseignements y sont nombreux quant à l'ethnobotanique, la pédologie, la climatologie, la taxonomie, l'histoire des recherches botaniques. En outre de nombreuses données sont originales : en effet, selon R. LETOUZEY, pour ce qui concerne les forêts denses, l'arbre reste l'élément important des différents types de formations végétales, contrairement à ce qui avait été fait par d'autres auteurs. Les grandes divisions chorologiques sont basées sur les inventaires forestiers (d'où l'importance d'une systématique sûre); les espèces ou les familles caractéristiques sont définies. Tous ces résultats sont replacés par rapport aux travaux de botanistes antérieurs, en particulier allemands.

Plus tard, vers 1985-1986, sa connaissance profonde du Cameroun lui a permis de synthétiser toutes les données accumulées sous forme d'une carte phytogéographique du Cameroun en 6 feuilles au 1/500.000^{e}, qui sont un modèle du genre. Elle est accompagnée de notices explicatives où on trouve une mise au point sur les espèces les plus caractéristiques des groupements (4000 taxons cités) et une description des zones de végétation qu'il avait précédemment distinguées dans sa thèse. Il en affine et parfois modifie les limites, et surtout il développe une des idées qui lui étaient particulièrement chères : le rôle important de la paléomorphologie qui, par les mouvements épirogénétiques, les accidents tectoniques, etc..., modifiant les bassins hydrographiques, induit l'adaptation de la végétation et agit sur son histoire. En complément, il a publié sous forme de 2 fascicules, des cartes de répartition d'espèces ligneuses arbustives et arborées au Sud de l'Adamaoua. Malheureusement cette œuvre remarquable reste inachevée, les cartes sont prêtes et il faut espérer qu'elle seront publiées car elles représentent une réalisation unique en Afrique.

Un autre aspect de la carrière de R. LETOUZEY mérite d'être évoqué, bien qu'il n'ait pas été, à son propre avis, très important pour lui, celui de l'enseignement et de la formation. Nombre de forestiers camerounais ont bénéficié de son enseignement ou de conseils : depuis les prospecteurs comme Benoist MPOM, si cher à son cœur, qui l'a accompagné dans tous ses déplacements au Cameroun, jusqu'aux ingénieurs. On ne compte pas non plus les étudiants en thèse de 3^{e} cycle ou d'Etat dont il a assuré, entièrement ou partiellement, l'encadrement. Tous ses élèves ont pu apprécier ses qualités de formateur : exigeant quant au travail, recherchant la perfection, mais sachant apprécier les limites qu'imposaient les conditions de travail, toujours prêt à donner des conseils.

Ce souci de s'adapter aux interlocuteurs les plus divers l'a amené à publier un remarquable ouvrage de vulgarisation sous forme d'un « Manuel de Botanique Forestière — Afrique tropicale » dans lequel on retrouve, abondamment illustrées, les données de base de la botanique tropicale aussi bien pour le vocabulaire et les techniques que pour la végétation et la systématique.

Cette activité débordante de R. LETOUZEY n'a malheureusement pas toujours été appréciée en haut lieu parce que trop différente des directives officielles et il en a subi les conséquences. Cela l'amène à prendre une retraite anticipée, sans s'arrêter pour autant de travailler. Son œuvre scientifique et sa notoriété le font nommer Vice-Président de la Société Botanique de France et le 7 mars 1986 il est reçu à l'Académie des Sciences d'Outre-mer.

Sa disparition laisse sans aucun doute un vide qu'il sera sûrement difficile de combler. Par sa compétence, l'importance et la diversité de ses connaissances, par ses publications

nombreuses dont certaines sont désormais des références classiques et obligatoires, il reste un modèle pour les générations botanistes à venir.

DISTINCTIONS HONORIFIQUES

Prix de Coincy de la Société Botanique de France (1953).
Chevalier du Mérite agricole (1955); Officier (1969).
Correspondant du Muséum National d'Histoire Naturelle (1960).
Mérite camerounais (1960).
Membre de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique (1965).
Chevalier de la Valeur camerounaise (1966).
Membre de la Société d'Ecologie (1969).
Membre de la Société de Biogéographie (1970).
Prix Auguste Chevalier de l'Académie des Sciences (1971).
Correspondant de l'Académie des Sciences d'Outre-mer (1975).
Membre titulaire de l'Académie des Sciences d'Outre-mer (1986).

LISTE DES PUBLICATIONS

1948. — Feux précoces au Cameroun. Communic. Conf. afric. Sols (Goma, 1948). *Bull. agric. Congo belge* 40 (2) : 1913-1918.

1950. — Contribution à la connaissance du genre Strophanthus au Cameroun français et au Gabon. *Rev. Bot. Appl.* 30 (329-330) : 121-138 (avec B. A. Krukoff).

1951. — *Etat de la protection de la Nature dans le Monde en 1950 : Cameroun français.* Union intern. Protect. Nature : 260 à 264, Bruxelles.

— La cortisone donnera-t-elle une très grande valeur au Strophanthus? *Bois Forêts Trop.* 17 : 41-48.

1952. — *Ekop du Cameroun.* Publ. C.T.F.T. 4 : 82 p., Nogent (avec R. Mouranche).

1953. — La Réserve botanique des monts Bamboutos (Cameroun français). *Communic. Cinq. Conf. int. Africanistes Ouest (Abidjan, 1953).* C.R. p. 23-24, I.F.A.N., Dakar.

1954. — *Monographie de Azobé (Lophira procera A. Chev.).* Publ. C.T.F.T. 7, Nogent.

— *Rapport préliminaire concernant les possibilités forestières de la vallée moyenne du rio Magdalena en vue de l'installation d'une industrie papetière.* Mission d'Ass. Techn. forest., Instituto de Fomento indutrial, 30 p. dact., Bogota.

— *Recueil de noms vernaculaires camerounais (Plantes ligneuses).* Sect. rech. forest., 2 fasc. 38 et 83 p. ronéo., Yaoundé.

1955. — Les arbres d'ombrages des plantations agricoles camerounaises. *Bois Forêts Trop.* 42 : 15-251.

1956. — Les Eucalyptus au Cameroun. *Communic. Conf. mond. Eucalyptus (Rome, 1956).* C.R. 12 p. ronéo.

— *Mission forestière en U.R.S.S. (Sept. 1956).* C.R. 78 p., F.A.O., Rome.

— Notes sur la forêt à Lophira alata Banks de la zone littorale du Cameroun. *Communic. Six. Conf. int. Africanistes Ouest (Sao Tomé, 1956).* C.R. Lisbonne (1958).

1957. — La forêt à Lophira alata de la zone littorale camerounaise. *Bois Forêts Trop.* 53 : 9-20.

— Variations de teneur en alcaloïdes des écorces de Pausinystalia yohimbe K. Schum. ex Pierre (Rubiacées). *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 4 (1-2) : 31-33 (avec R. PARIS).

— *Phytogéographie camerounaise.* Sect. Rech. forest., 65 p. ronéo. et carte au 1/2.000.000 hélio., Yaoundé.

1958. — Phytogéographie camerounaise. *In* : *Atlas du Cameroun.* Publ. O.R.S.T.O.M., I.R.C.A.M., 6 p. in-f° et carte en couleur (1959) au 1/2.000.000, Yaoundé.

1959. — *Monographie du Limba (Terminalia superba Engl. et Diels).* Publ. C.T.F.T. 14, Nogent.

1960. — La forêt à Lophira alata Banks. Hypothèses sur ses origines possibles. *Bull. Inst. Et. Centrafr.* 19-20 : 219-240.

— Répartition des alcaloïdes dans le Yohimbe (Pausinystalia yohimbe K. Schum. ex Pierre, Rubiacées). *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 7 (4-5) : 256-258 (avec R. PARIS).

1961. — *Monographie de l'Ilomba (Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb.).* Publ. C.T.F.T. 20, Nogent.

— Technique d'afforestation en zone subaride au Cameroun. *Bois Forêts Trop.* 77 : 3-12.

— *Les Sciences par l'observation et par l'action pour l'Afrique tropicale.* Ed. Prismes, Paris (avec R. GINESTE, J. JEANNIN & M. VACHETTE).

— Notes sur les Scytopétalacées (révision des Scytopétalacées de l'Herbier de Paris). *Adansonia*, sér. 2, 1 (1) : 106-142.

— Note au sujet du Kinkéliba de Boulouli (ou Kinkéliba de Kita). *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 8 (8-9) : 394-395.

1962. — *Manuel à l'usage des aides-pédagogues (partie concernant la botanique et la phytogéographie camerounaises). In* P. SEGALEN, publ. O.R.S.T.O.M., I.R.C.A.M., ronéo., Yaoundé.

— Deux Rutacées mal connues d'Afrique centrale : 1) A propos de Vepris stolzii Verdoorn et du genre Toddaliopsis Engl. 2) Réhabilitation d'un Fagara du Gabon : F. bouetensis Pierre ex R. Let. sp. nov. (aff. F. buesgenii). *Adansonia*, sér. 2, 2 (1) : 134-143.

1963. — Phytogéographie camerounaise. *Flore du Cameroun* 1 : 17-29, 2 cartes.

— Rutacées, Zygophyllacées, Balanitacées. *Flore du Cameroun* 1 : 31-174.

— Rutacées, Zygophyllacées, Balanitacées. *Flore du Gabon* 6, 122 p.

1964. — Dénominations pygmées de quelques arbres et arbustes forestiers camerounais. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 11 (10-11) : 347-383.

1966. — Vepris heterophylla, statut nouveau pour le « Kinkéliba de Boulouli » (Rutacée Toddaliée d'Afrique occidentale et du Cameroun). *Adansonia*, sér. 2, 6 (2) : 243-246.

— *Etude phytogéographique du Cameroun* (1re Thèse de Doctorat), 508 pages, 16 cartes, 12 figures, 60 photographies. Edns. P. Lechevalier, Paris (1968).

— Recherches sur la nomenclature botanique des Pygmées (2e Thèse de Doctorat). *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 13 (10-11) : 479-543.

— Etude phytogéographique du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 6 (2) : 205-215, 1 carte.

— Rapport sur la conservation de la végétation et de ses espèces au Cameroun. C.R. Réunion A.E.T.F.A.T. (Uppsala, Septembre 1966). *In* : *Conservation of vegetation in Africa South of the Sahara*, edited by I. & O. HEDBERG, Uppsala 1958, pp. 115 à 121.

1967. — Présence d'un genre d'Orobanchacées d'Asie tropicale (Aeginetia Linn.) dans la flore d'Afrique continentale (Cameroun) : Aeginetia mpomii R. Let., espèce nouvelle. *Adansonia*, sér. 2, 7 (1) : 27-32.

— Présence au Cameroun d'une Pontédériacée : Scholleropsis lutea H. Perr. endémique de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 7 (1) : 34-37.

— Gymnosiphon bekensis R. Let. (Burmanniacée nouvelle d'Afrique centrale). *Adansonia*, sér. 2, 7 (2) : 169-172.

— Achyrospermum tisserantii R. Let. (nouvelle Labiée d'Afrique tropicale). *Adansonia*, sér. 2, 7 (2) : 173-175.

— Note sur les Pygmées de la région tikar au Cameroun. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 14 (6-7) : 277-281.

— Notes sur diverses espèces d'Afrique et de Madagascar du genre Urera Gaudich. (Urticacées) : 1) Affinités de l'Urera acuminata Gaudich. malgache et de l'Urera camerounensis Wedd. africain. 2) Présence en Afrique occidentale d'une espèce nouvelle (Urera keayi R. Let.) distincte d'Urera repens (Wedd.) Rendle d'Afrique centrale. *Adansonia*, sér. 2, 7 (3) : 295-300.

— Photo-interprétation en forêt dense camerounaise. C.R. Colloque C.T.F.T. (Nogent-sur-Marne, Octobre 1967). *In* : *Le rôle des recherches techniques dans le développement de l'emploi des bois tropicaux en Europe*. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 1967, 12 p.

1968. — Les botanistes au Cameroun. *Flore du Cameroun* 7, 110 p., 10 cartes.

— Ulmacées, Urticacées. *Flore du Cameroun* 8, 222 p.

— Récolte d'échantillons botaniques. *Bois Forêts Trop.* 121 : 47-64.

1969. — Ulmacées gabonaises. *Adansonia*, sér. 2, 9 (1) : 33-35.

— Urticacées gabonaises. *Adansonia*, sér. 2, 9 (1) : 37-42.

— Présence au Gabon du genre Pogonophora Miers ex Bentham, Euphorbiacée d'Amérique du Sud tropicale. *Adansonia*, sér. 2, 9 (2) : 273-276.

— New Diospyros (Ebenaceae) in West and Central Africa. *Adansonia*, sér. 2, 9(2) : 277-283 (avec F. White).

— *Manuel de Botanique forestière — Afrique tropicale*. Tome I, Botanique générale. Publ. C.T.F.T., 189 p., 66 planches, Nogent.

— Observations phytogéographiques concernant le plateau africain de l'Adamaoua. *Adansonia*, sér. 2, 9 (3) : 321-337.

— Phyllobotryeae (Flacourtiaceae) d'Afrique centrale : variations morphologiques et biologiques, conséquences taxonomiques. *Adansonia*, sér. 2, 9 (4) : 515-537 (avec N. Hallé & G. Cusset).

1970. — Ebénales. *Encycl. Univers.*, pp. 892-894.

— Les relations linguistiques des Pygmées dans le domaine des plantes. *C.R. Acad. Sc. Outre-mer* 30 : 296-309.

— *Manuel de Botanique forestière — Afrique tropicale*. Tome 2A. Familles (1re partie). Publ. C.T.F.T., 210 p., 101 planches, Nogent.

— Ebénacées, Ericacées. *Flore du Cameroun* 11, 208 p. (avec F. White).

— Ebénacées. *Flore du Gabon* 18, 192 p. (avec F. White).

1972. — *Manuel de Botanique forestière — Afrique tropicale*. Tome 2B. Familles (2e partie). Publ. C.T.F.T., 245 p., 106 planches, Nogent.

1974. — Une seconde espèce du genre Medusandra Brenan (Medusandracées. *Adansonia*, sér. 2, 14 (1) : 63-68 (avec B. Satabié).

— Un nouveau et curieux Clerodendron du Cameroun et du Gabon (Verbénacées). *Adansonia*, sér. 2, 14 (2) : 219-226.

— Leeuwenbergia, genre nouveau d'Euphorbiacées (Crotonoïdées-Joannésiées) d'Afrique centrale occidentale. *Adansonia*, sér. 2, 14(3) : 379-388 (avec N. Hallé).

— Premières observations concernant au Cameroun la forêt sur cordons littoraux sablonneux. *Adansonia*, sér. 2, 14 (4) : 529-542.

1975. — Noms d'arbres des Pygmées bagielli dans le Sud-Ouest du Cameroun. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 22 (1-2-3) : 23-45.

1976. — Flore du Cameroun. *In* C.R. Réunion A.E.T.F.A.T. (Genève, Septembre 1974). *Boissiera* 24 : 571-573.

— Fruits fossiles d'Antrocaryon dans la vallée de l'Omo (Ethiopie). *Adansonia*, sér. 2, 16 (1) : 65-82 (avec R. Bonnefille).

— Chrysobalanacées nouvelles du Cameroun et du Gabon. *Adansonia*, sér. 2, 16 (2) : 229-243 (avec F. White).

1977. — Présence de Ternstroemia polypetala (Théacées) dans les montagnes camerounaises. *Adansonia*, sér. 2, 17 (1) : 5-10.

— Présence du genre Grevea Baill. en Afrique centrale occidentale. *Adansonia*, sér. 2, 17 (2) : 119-123.

— Didelotia pauli-sitai R. Let., Césalpiniacée nouvelle du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 17 (2) : 125-127.

— Nouvelles espèces de Rhaptopetalum Oliv. (Scytopétalacées) du Cameroun et du Gabon. *Adansonia*, sér. 2, 17 (2) : 129-138.

— Chrysobalanacées, Scytopétalacées et Rosacées. *Flore du Cameroun* 20, 160 p. (avec F. White).

— Chrysobalanacées, Scytopétalacées et Rosacées. *Flore du Gabon* 24, 145 p. (avec F. White).

1978. — *Contribution à la botanique au problème d'une éventuelle langue pygmée*. S.E.I.A.F., 145 p.

— *Floristic composition and typology, in « Tropical forest ecosystems »* : 91-111 (U.N.E.S.C.O.).

— Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 18 (3) : 293-325.

— *Flore du Cameroun, Documents phytogéographiques n° 1* : Introduction (20 p.) et 130 fiches (A) et cartes (en collaboration). C.N.R.S., I.E.M.V.T. et Lab. Phanérog.

1979. — *Flore du Cameroun, Documents phytogéographiques n° 1* : 120 fiches (B) et cartes (en collaboration). C.N.R.S., I.E.M.V.T. et Lab. Phanérog.

— *Végétation. Atlas de la République du Cameroun. Atlas « Jeune Afrique »*, Ed. J.A., Paris, pp. 20-24 et carte au 1/3.250.000.

1980. — Les botanistes hollandais au Cameroun. *Liber gratulatorius inhonorem H. C. D. De Witt. Misc. papers 19*, Landbouwhogeschool, Wageningen (Pays-Bas) : 245-252.

1981. — Note au sujet de Culcasia scandens Pal. Beauv. (Araceae)... cet inconnu. *Taxon* 30 (4) : 794-799 (avec C. Ntépé).

1982. — Note sur le stipe hypogé du Raphia regalis Becc. (Arecaceae-Lepidocarynae). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 4 : 161-176 (avec H. Jacques-Félix & B. Satabié).

— A propos d'un ouvrage récent (Hallé & Swaine. — Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. Forest vegetation in Ghana. Collection « Geobotany » n° 1, 383 pages; Junk Publ. La Haye, Boston, Londres, 1981). *Bois Forêts Trop.* 198 : 75-81.

1983. — Quelques exemples camerounais de liaison possible entre phénomènes géologiques et végétation. *Bothalia* 13 (3 & 4) : 739-744.

1984. — Cryptosepalum elegans R. Let., Caesalpiniaceae nouvelle du Cameroun. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 37-39.

— Cryptosepalum ambamense Letouzey, avatar d'une Caesalpiniaceae camerounaise. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 495.

1986. — *Carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500.000* (1985), 8 feuilles + Notice (en 5 fascicules, 240 pages).

— *Manual of Forest Botany — Tropical Africa*. Publ. C.T.F.T., Nogent, vol. 1, 194 p., vol. 2A et 2B, 451 p.

J.-F. Villiers

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 333-335.

Une nouvelle espèce de *Dichapetalum* Thouars (*Dichapetalaceae*) du Cameroun

F. J. Breteler

Résumé : *Dichapetalum letouzeyi* Breteler du Cameroun est décrit et illustré.

Summary : *Dichapetalum letouzeyi* Breteler from Cameroun is described and illustrated.

F. J. Breteler, Laboratoire de Phytotaxonomie, Université Agronomique, 37, Gen. Foulkesweg, 6703 BL Wageningen, Pays-Bas.

Parmi les collections faites par D. W. Thomas dans le Parc National de la Korup au Cameroun se trouve une espèce nouvelle du genre *Dichapetalum*.

Dichapetalum letouzeyi Breteler, *sp. nov.* — Fig. 1.

Dichapetali fructuosi Hiern *affine, a quo imprimis differt petiolis multo longioribus, foliis basi supra glandulis conspicuis, costa supra impressa et subtus dense et persistanter puberula.*

Type : *D. W. Thomas 4701*, Cameroun, Korup National Park, 12-21.4.1985, fl. (holo-, WAG; iso-, K, MO).

Grande liane à rameaux glabres ou glabrescents, lenticellés ou non. Ramilles à pubescence très courte, brune et dense s'étendant aux stipules et pétioles. Stipules étroitement triangulaires à ovales, 2-7 × 1-1,5 mm. Pétiole long de 6-12 (-18) mm; limbe elliptique à obovale, 1,5-2 fois plus long que large, 11-14 × 6-8 cm, arrondi à légèrement cunéiforme à la base, acuminé au sommet, en dessus éparsement pubérulent surtout le long de la nervure médiane imprimée, glabrescent, en dessous à nervure médiane proéminente avec une pubescence courte, dense et ± persistante, avec 7-8 paires de nervures secondaires; glandes présentes sur les deux faces, assez grandes, de 0,2-0,5 mm de diam., en dessous assez bien disséminées, en dessus près de la base avec une concentration de ± 2-4 paires. Inflorescence jusqu'à environ 100-flores, pédonculée, environ 4 à 5 fois divisée dichotomiquement en branches fortement divergentes, à pubescence courte, dense, brune à grise s'étendant aux pédicelles et à l'extérieur du calice; pédoncule long de 6-17 mm, soudé au pétiole; bractées et bractéoles très petites, ovales-triangulaires, jusqu'à 0,5 mm de longueur. Pédicelles longs de 4-7 (-18) mm, la partie supérieure de 0,5-1,5 mm de longueur. Sépales réfléchis, ± libres, ovales-oblongs à obovales, 2,5-3 × 1,5-2 mm, arrondis à aigus au sommet, éparsement pubérulents à l'intérieur. Pétales étalés à réfléchis, ± libres, étroitement obovales en contour, de 3,5 mm de longueur, 2-fides sur 1,5 mm, avec quelques poils à l'extérieur à la base des lobes, glabres à l'intérieur. Etamines

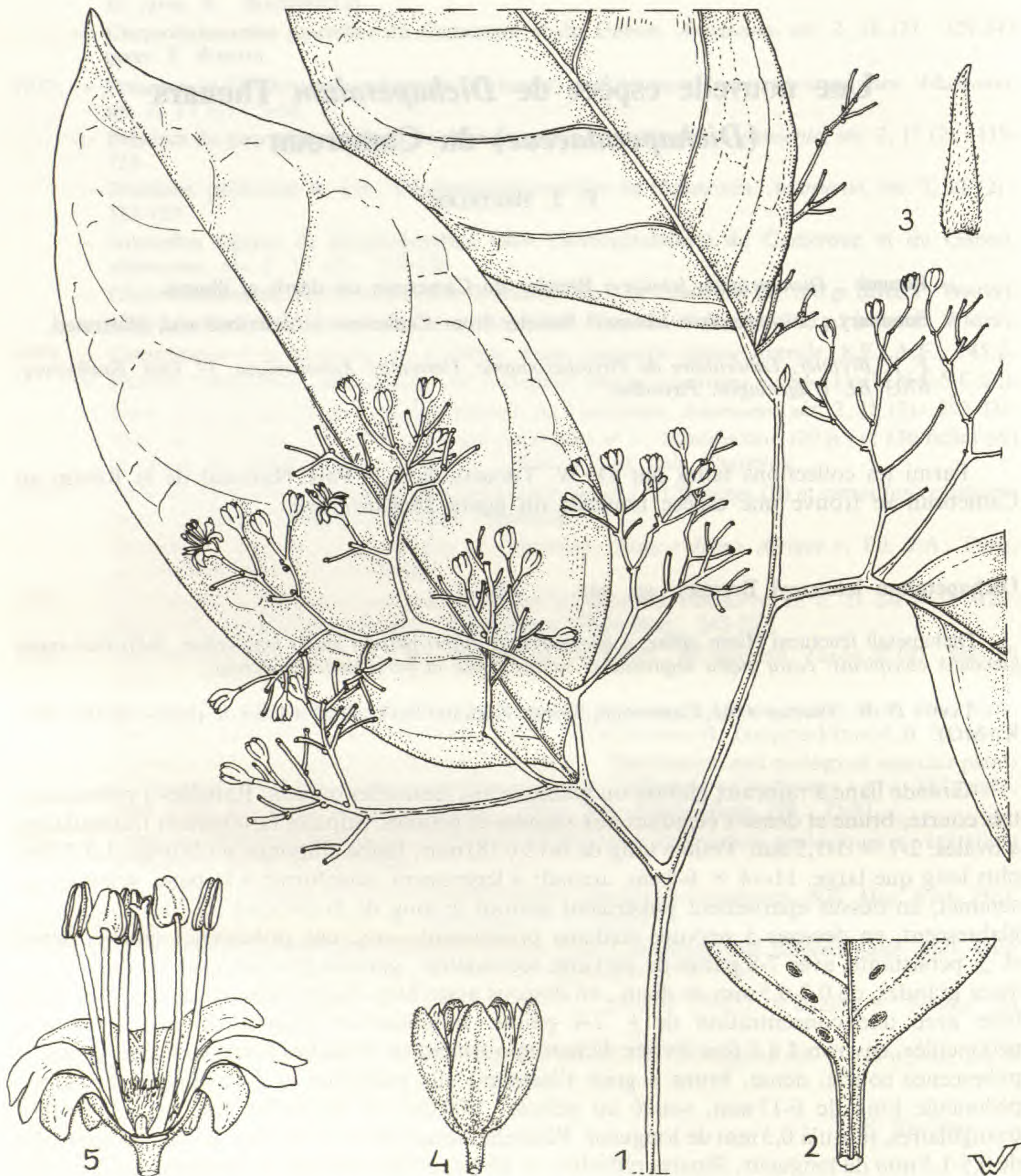


Fig. 1. — **Dichapetalum letouzeyi** Breteler : **1**, branche avec inflorescence × 1 ; **2**, base de feuille (face sup.) × 3 ; **3**, stipule × 3 ; **4**, jeune fleur × 6 ; **5**, fleur × 6. (*Thomas 4701*). Dessiné par W. Wessel-Brand.

longues de 4-4,5 mm, glabres ; anthères obcordées, de ca. 0,5 mm de longueur. Staminodes obovales, longs de ca. 0,4 mm, glabres. Pistil 3-mère, de 4,5 mm de longueur ; ovaire et partie basale du style laineux, partie supérieure du style glabre, 3-lobé au sommet. Fruit inconnu.

Cette espèce nouvelle porte le nombre d'espèces camerounaises du genre *Dichapetalum* à 41, dont 3 sont endémiques dans ce pays. Elle est originaire d'une région du Cameroun qui possède certainement une flore riche en espèces, mais qui, jusqu'à présent, a été insuffisamment prospectée. D'après ses caractères *D. letouzeyi* est proche de *D. fructuosum* (BRETELER, 1978 : 77 ; 1986 : 22). Cette dernière espèce n'a pas encore été récoltée au Cameroun, mais en revanche au Nigeria et au Gabon. *D. letouzeyi* se distingue de *D. fructuosum* surtout par certains caractères de ses feuilles : pétiole beaucoup plus long (6-12 (-18) versus 3-7 mm), glandes bien distinctes sur la base du limbe en dessus, nervure médiane imprimée en dessus et densément pubérulente en dessous. Malheureusement les fruits n'ont pas encore été récoltés.

Cette espèce a été nommée *D. letouzeyi* pour commémorer et honorer mon ami René LETOUZEY, botaniste éminent et grand explorateur, phytogéographe et taxonomiste de la flore camerounaise.

BIBLIOGRAPHIE

BRETELER, F. J., 1978. — *The African Dichapetalaceae* IV. Meded. Landbouwh. Wageningen, 78-10.
BRETELER, F. J., 1986. — *The African Dichapetalaceae* IX. Agric. Univ. Wageningen Papers, 86-3.
BRETELER, F. J. (sous presse). — Dichapetalaceae. *Flore du Cameroun*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 337-340.

Monadenium letouzeyanum, Euphorbiacée nouvelle des forêts claires zambésiennes de type miombo humide

F. Malaisse

Résumé : Description d'une nouvelle espèce d'*Euphorbiaceae, Monadenium letouzeyanum* Malaisse, observée au Zaïre, en forêts claires zambésiennes de type miombo humide.

Summary : Description of a new species of *Euphorbiaceae, Monadenium letouzeyanum* Malaisse, growing in open humide miombo-type zambesian forests of Zaire.

François Malaisse, Laboratoire d'Ecologie, Phytogéographie et Phytosociologie, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, 2 Passage des déportés — B 5800 Gembloux, Belgique.

En mars 1972, nous avions remarqué, dans la strate herbacée de la forêt claire de type miombo du Campus universitaire de la Kasapa à l'Université de Lubumbashi, une petite plante herbacée dont la présence ne se manifestait que par une discrète rosette de feuilles appliquées sur le sol. Mise en observation *in situ*, elle produisait, au début de la saison des pluies suivante, des inflorescences blanchâtres délicates surmontant des pédoncules rougeâtres. Il devenait évident que nous avions affaire à une espèce nouvelle de *Monadenium*. Le matériel de référence fut envoyé en août 1973 à Kew à l'intention du spécialiste du genre *Monadenium* Pax, P. R. O. Bally. Ce dernier n'a malheureusement pas pu, lors de l'un de ses séjours ultérieurs en Angleterre, en effectuer l'étude. Nous avons eu l'occasion de retrouver cette plante et de rassembler, en 1981 et 1982, du matériel et des observations complémentaires. Nous nous faisons un plaisir de dédier cette espèce à notre regretté collègue René Letouzey, avec lequel nous avons pu avoir des échanges de vues fructueux lors de plusieurs Congrès A.E.T.F.A.T.

Monadenium letouzeyanum Malaisse, *sp. nov.* — Fig.1.

Affinis Monadenio simplici Pax *sed cymis solitariis, cyathii bractis subrectangularibus valde distincta. Herba perennis, acaulis, pumila, hysterantha ; radix tuberosa, raphaniformis, 18-42 mm diam., 16-55 mm alta ; caulis perennis solitarius vel 2, erectus, cylindricus, haud ramosus, subterraneus, 4-15 mm altus, 5-9 mm diam. ; caulis annualis 1, majore parte subterraneus, haud ramosus, erectus, carnosus, glaber, cylindricus, 11-18 mm, 4-5 mm diam. Folia primaria squamosa, leviter carnosa, apice emarginata, 3 mm longa, 1,5-2 mm lata, in caule 1-2 mm distantia ; folia secundaria (3)-4-(6), in basim rosulata, glabra, herbacea, decidua, elliptica, petiolata, apice obtusa, basi cuneata, margine integro, laminae 26 mm longae, 22 mm latae. Cymae solitariae, axillares, involucrum unicum producentes ; pedunculus adscendens, cylindricus, glaber, ruber, 40-50 mm longus, 1,5 mm diam. ; cyathii bractae 2, subrectangulares, albae, apice paulo fimbriatae, 2,8-3,5 mm longae et 1,5 mm latae, involucrum haud superantes. Involucrum album, doliiforme, apice truncatum, latere*

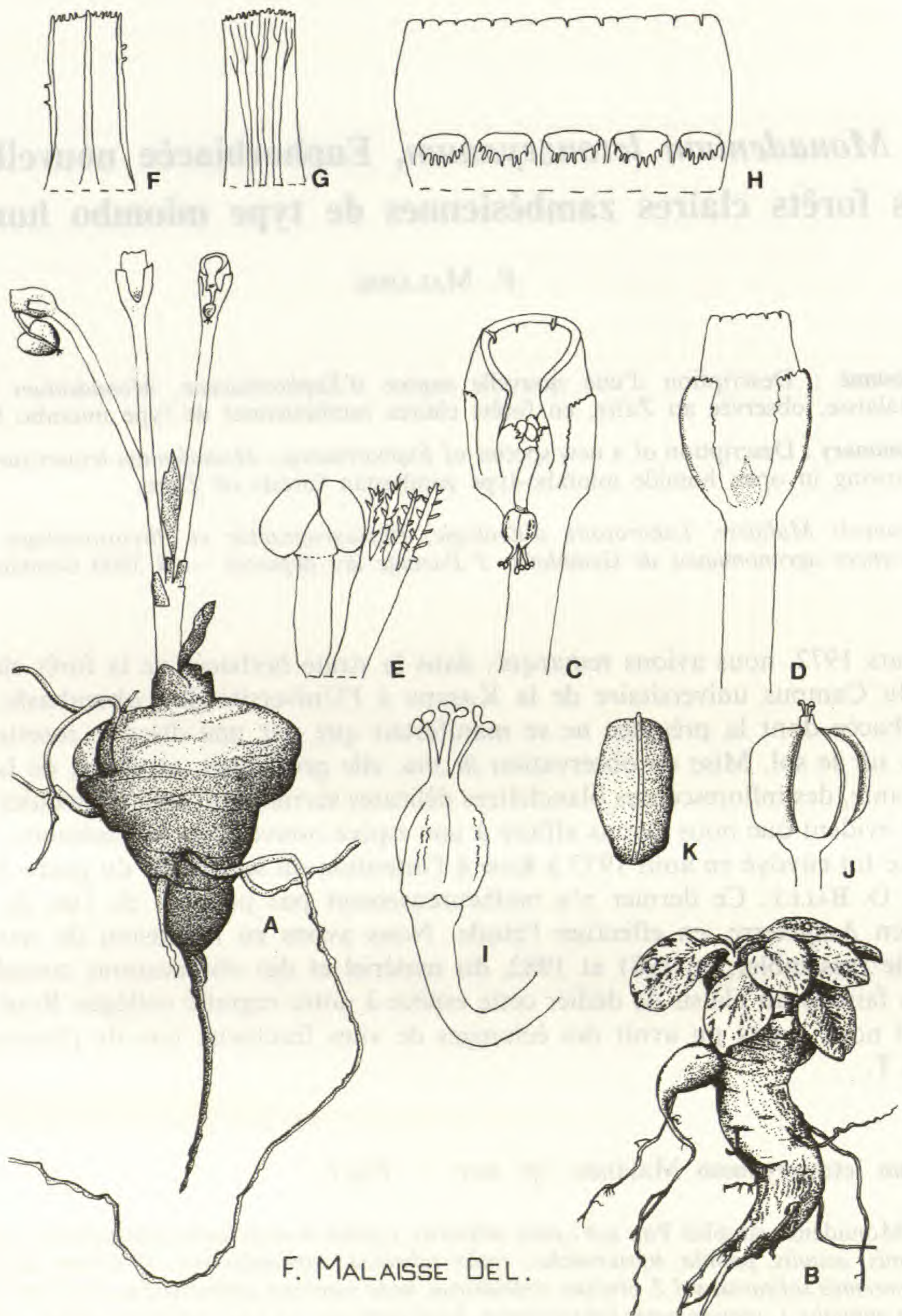


Fig. 1. — **Monadenium letouzeyanum** Malaisse : **A**, port, phase fertile (× 1) ; **B**, port, phase chlorophyllienne (× 0,5) ; **C**, tête bractéale, vue frontale (× 4) ; **D**, tête bractéale, vue dorsale (× 4) ; **E**, étamine et bractéole (× 12) ; **F**, bractée, face externe (× 6) ; **G**, bractée, face interne (× 6) ; **H**, glande involucrale, vue interne (× 3,5) ; **I**, jeune capsule (× 1) ; **J**, capsule (× 4) ; **K**, graine (× 10). D'après *Malaisse 12015* (A, C-I), *Malaisse* 12113 (B, J-K).

anteriore usque 2/3 apertum, margine crenulato, utrinque glabrum, 5,5 mm longum, 3 mm diam., lobis interioribus subquadratis, fimbriatis, utrinque glabris, 2,5 mm longis; ovarium exsertum, pedicellum reflexum; styli usque ad basim divisi, apice bilobato, incrassato. Capsula exserta, reflexa, ellipsoidea, trilobata, glabra, 4 mm longa, 4,5 mm lata. Semen ellipsoideum, 2,5-3 mm longum, 1 mm diam., superficie laevi, carunculus ignotus.

TYPE : *Malaisse 12015*, Zaïre, district du Haut-Katanga, Kasapa, alt. 1245 m, fleurs (holo-, BR).

DISTRIBUTION : ZAÏRE, district du Haut-Katanga, Kasapa [11°36′38″ S, 27°28′47″ E], alt. 1245 m, forêt claire à *Brachystegia utilis* Burtt Davy & Hutch., *B. boehmii* Taub. et *Julbernardia paniculata* (Benth.) Troupin, 10.III.1972, *Malaisse 7217* (K); *ibid.*, 18.XI.1972, *Malaisse 7419* (K); *ibid.*, 25.X.1972, *Malaisse 8288* (K); *ibid.*, 30.X.1981, *Malaisse 12015* (holotype); *ibid.*, 13.XII.1981, *Malaisse 12113* (BR, fruit, feuilles); Kiswishi [11°31′ S, 27°28′ E], alt. 1350 m, forêt claire à *Brachystegia boehmii* Taub., 3.XI.1981, *Malaisse 12017* (BR, jeune fruit); Luiswishi [11°29′05″ S, 27°36′10″ E], alt. 1208 m, forêt claire à *Julbernardia globiflora* (Benth.) Troupin et *Marquesia macroura* Gilg, 20.X.1982, *Malaisse 12423* (BR, jeune fruit, jeune feuille).

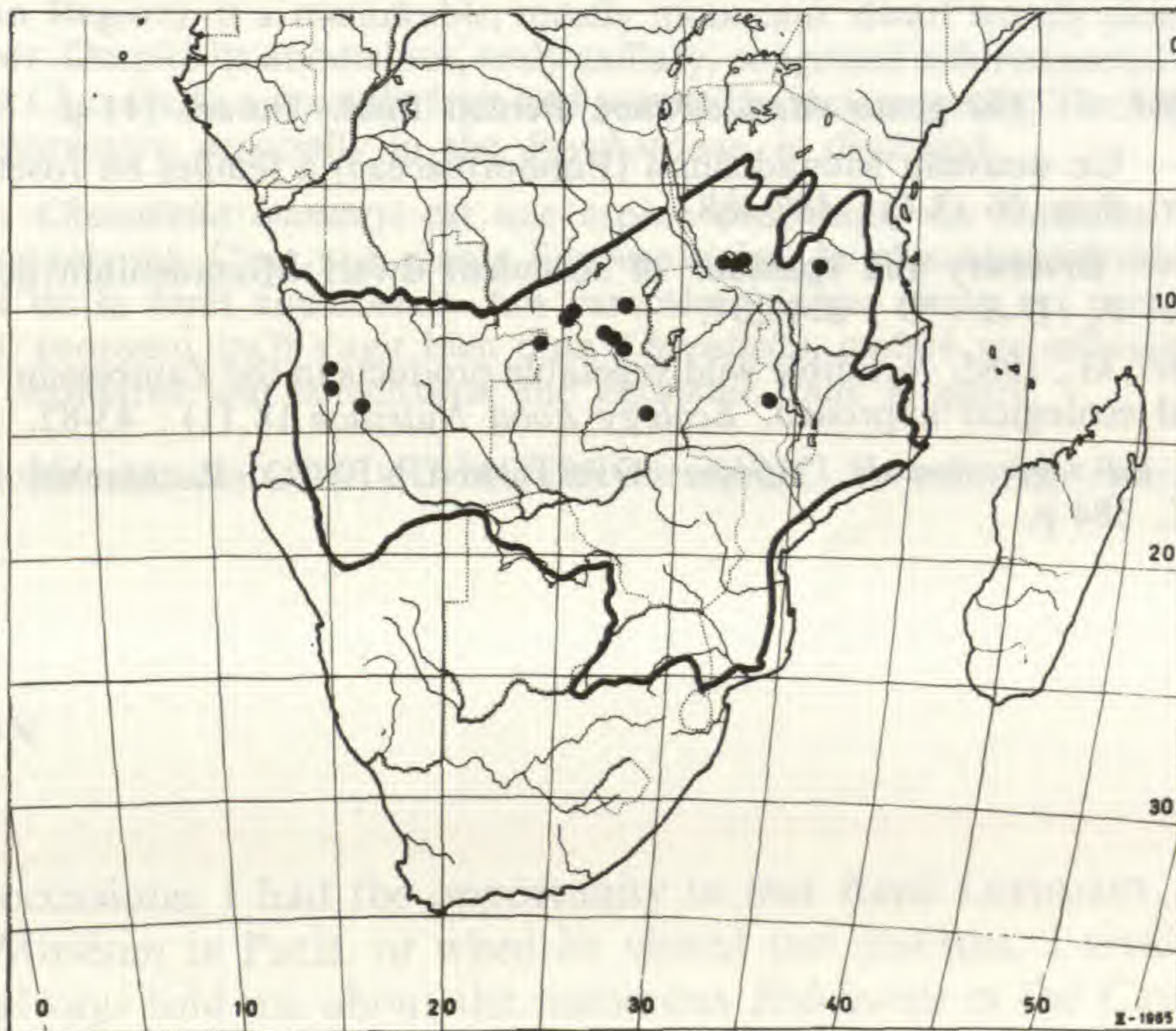


Fig. 2. — Limites de la région zambésienne et distribution des **Monadenium** géophytiques acaules à phénophases sexuée et chlorophyllienne dissociées dans le temps.

HABITAT : Forêts claires.

USAGE : La racine tubéreuse est comestible (MALAISSE & PARENT, 1985).

OBSERVATIONS : Les trois stations où cette espèce a été observée à ce jour sont situées dans les environs de Lubumbashi. Elles ont fait l'objet d'études écologiques détaillées ce qui explique la découverte de cette espèce discrète et rare dans ces stations. Les végétations qui s'y

observent relèvent des forêts claires zambésiennes de type miombo humide (WHITE, 1986), dont *M. letouzeyanum* apparaît comme une espèce caractéristique. On remarquera qu'au sein du genre *Monadenium* diverses espèces géophytiques, acaules, à phénophases dissociées dans le temps, se sont différenciées, à savoir : *M. angolense* Bally, *M. friesii* N. E. Br., *M. simplex* Pax, *M. pudibundum* Bally, *M. schaijesii* Malaisse, *M. orobanchoides* Bally. On peut encore y rattacher *M. kundelunguense* Malaisse à feuilles en rosette basale, mais dont la floraison coïncide avec l'étalement des feuilles et *M. clarae* Malaisse & Lecron à tige courte et phénophases dissociées. L'ensemble de leurs stations est situé dans les limites de l'aire de la région zambésienne (Fig. 2), pour laquelle ce type biologique est remarquablement adapté (BALLY, 1961 ; MALAISSE, 1986, 1987).

BIBLIOGRAPHIE

BALLY, P. R. O., 1961. — *The genus Monadenium.* Benteli Publ., Berne, 111 p.

MALAISSE, F., 1986. — Un nouveau Monadenium (Euphorbiaceae) à feuilles en rosette du Zaïre. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 56 (3-4) : 487-488.

MALAISSE, F., 1987. — Diversity and splendor of succulent dwarf Monadenium geophytes in Zaire. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* 59 : 204-207.

MALAISSE, F. & PARENT, G., 1985. — Edible wild vegetable products in the Zambezian woodland area : a nutritional and ecological approach. *Ecology Food Nutrition* 18 (1) : 43-82.

WHITE, F., 1986. — *La végétation de l'Afrique.* ORSTOM-UNESCO, Recherches sur les ressources naturelles, XX, 384 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 341-349.

A remarkable new *Chazaliella* (African *Psychotrieae*), exemplifying the taxonomic value of pyrene characters in the *Rubiaceae*

E. ROBBRECHT

Summary : *Chazaliella letouzeyi*, an endemic from the Lower Guinea Domain (Guineo-Congolian Region), is a remarkable, mostly monocaul, dwarf woody plant, inhabiting the rain forest floor. Despite its anomalous, truly axillary, congested inflorescences, it is a true member of the genus *Chazaliella*, as mainly fruit and pyrene characters testify. The high diagnostic value of pyrene characters, especially in the *Psychotrieae*, is discussed.

Résumé : *Chazaliella letouzeyi* est une espèce endémique du Domaine bas-guinéen (Région guinéo-congolaise). C'est une plante ligneuse naine, le plus souvent monocaule, de la strate inférieure de la forêt équatoriale. Les caractères de ses fruits, en particulier de ses noyaux (pyrènes), prouvent qu'il s'agit bien d'un *Chazaliella*, malgré ses inflorescences contractées et vraiment axillaires, qui constituent une anomalie dans le genre.

Elmar Robbrecht, Nationale Plantentuin van België, Domein van Bouchout, B-1860 Meise, Belgium.

INTRODUCTION

On several occasions, I had the opportunity to met René LETOUZEY, either when I was working in the Muséum in Paris, or when he visited our institute. I vividly remember these encounters. He always told me about the numerous *Rubiaceae* in the Cameroun rain forest, with a broad smile and a twinkle in his eye. He was especially impressed by the enormous diversity of the *Psychotrieae*. R. LETOUZEY used to send duplicates of his collections to family specialists, and he did so for the *Rubiaceae*, faithfully adressing, every year, an important parcel to BR, where initially E. PETIT and later I continued to examine his new finds. The *Rubiaceae* are so vast — in the south of Cameroun they are the largest angiosperm family — that many LETOUZEY collections belonging to it still remain unnamed.

One of the most striking *Rubiaceae* he repeatedly collected as from 1966, is described here. It is a mostly monocaul woody dwarf plant from the rain forest floor, remarkable by its large spatulate leaves crowded at the top of the branches. The copious raphides in all tissues and the typically valvate aestivation of the corollas indicate that it belongs to the subfamily *Rubioideae*. Several characters, notably the bi-locular ovaries with a single erect ovule in each chamber, drupaceous fruits, corneous endosperm and small embryos with inferior radicle,

point immediately to the tribe *Psychotrieae*. In this tribe, however, the truly axillary inflorescences, paired at the nodes, render it difficult to assign the species to a particular genus.

For a general account of the *Rubiaceae* and the classification, terminology and methods followed, see ROBBRECHT (1988).

THE GENERIC POSITION OF THE NEW SPECIES

LETOUZEY himself identified his material as *Schizocolea sp.*, which is quite understandable if one considers the very similar axillary, crowded inflorescences, flowers and general habit of that genus. *Schizocolea* is the only African genus of the otherwise neotropical *Coussareeae*, and it is not plausible to include the species described here in it, since *Schizocolea* has berry-like fruits with a very thin endocarp and a solitary seed with a profound, basal, raphal invagination.

Indeed, there is no doubt that the new species belongs to the *Psychotrieae*, according to the arguments already put forward in the introduction. However, the delimitation of the genera within the *Psychotrieae* is a notorious source of taxonomic difficulty. One of the solutions that has been proposed is to expand *Psychotria* into a massive genus of more than 1000 species (STEYERMARK, 1972). In that case, the new species described here would clearly belong to *Psychotria*.

For the African *Psychotrieae*, more narrow generic delimitations have been proposed. PETIT (1964) carried out an in-depth morphological comparison of African genera of the *Psychotrieae* and associated *Morindeae* and *Triainolepideae*. His work fitted in the framework of a revision of the species of *Psychotria* in Africa, and the problem of how to trace the limits of this genus. He observed a wide array of morphological variation in fruit and seeds, strongly contrasting with the uniformity of the flowers. For instance the pyrenes proved to be extremely variable in size, shape, occurrence of appendages etc. They are, moreover, often provided with germination slits, i.e. preformed [1] lines along which the radicle forces the hard pyrenes to open, allowing the embryo to emerge. PETIT found good correlations between the observed variation of PGSs (number, position, length...) and other characters. He concluded that PGS characters have a high diagnostic value, especially at the generic level, and summarized his observations in a key to the African genera of these three tribes (see appendix).

When comparing the characters of the new species with PETIT's criteria, it was found to match *Chazaliella* perfectly. The pyrenes with flat adaxial and frequently ribbed abaxial side and two lateral PGSs, and the seeds with delicate, pale seed-coat and marked raphal line (in other *spp.* often branched towards the top) render the genus very easy to recognize. The inflorescences of *Chazaliella* are variable, from loose and branched to very compact as in the new species. *Chazaliella* has heterostylous flowers which are characterized by a corolla-tube constricted at the throat, which is always densely hairy inside; pending good flowering material, only the last character is well documented in the new species. The position in *Chazaliella* is further corroborated by the colpate pollen, and rapid formation of cork on

1. Preformed germination slit(s) further abbreviated : PGS, plural PGSs.

young tissues, another peculiarity of the genus. There is no general survey of *Chazaliella* pollen, but those species examined so far are invariably colpate (ROBBRECHT, 1988 : fig. 45 C and ined. obs.).

However, the occurrence of distinct bracts and bracteoles, development of the calyx-lobes, and position of the inflorences is rather exceptional for *Chazaliella*. In the *Psychotrieae* in general, the inflorescences are nearly always terminal on lateral twigs. This position characterizes most genera, but a few (e.g. *Coccochondra, Saldinia*) always have axillary inflorescences, paired at the nodes. In other genera, e.g. *Declieuxia, Hymenocoleus*, both types of inflorescence are met with. The shift in inflorescence position is apparently easily effected (ROBBRECHT, 1988 : 73) in the *Rubiaceae*. In the African *Psychotrieae*, however, truly axillary inflorescences are extremely rare. The only other case known to me is *Hymenocoleus*. Out of the twelve species, only one, *H. axillaris*, is characterized by an axillary inflorescence position, and a second one, *H. nervopilosus*, has terminal or axillary inflorescences (ROBBRECHT, 1977).

THE HIGH DIAGNOSTIC VALUE OF PYRENE CHARACTERS IN THE RUBIACEAE AND IN THE PSYCHOTRIEAE IN PARTICULAR

PETIT's emphasis on fruit characters turned out to be very useful in African *Psychotrieae*. A new genus *Hymenocoleus*, erected subsequent to his work, was confirmed by pyrene characters (ROBBRECHT, 1975), and PETIT's generic concepts were followed in the *Psychotrieae* account in the Flora of tropical East Africa (VERDCOURT, 1976).

The easy attribution of *C. letouzeyi* to *Chazaliella* exemplifies the high taxonomic value of pyrene characters in the *Rubiaceae*. A rapid survey of selected non-African *Psychotrieae* (ROBBRECHT, 1989) convinced me that the wide morphological variation of fruits encountered in the African members of this tribe is equally applicable in the other continents. Thus, the evolutionary scene in the pantropical *Psychotrieae* seems to be one of unattractive, unspecialized, small, white flowers acquiring little morphological variation. Few groups are characterized by distinct floral characters, e.g. *Palicourea* with zygomorphous, strikingly coloured flowers united in apparent inflorescences with coloured axes. Yet one floral biological tendency is common, namely the formation of capitate pseudanthia often supported by a distinct involucrum; it has evolved independently many times and certainly cannot serve to define artificial generic concepts such as *Cephaëlis* (SCHNELL, 1960). In contrast to weak floral evolution, *Psychotrieae* exhibit a bewildering fruit diversity, which urgently requires to be examined in order to clarify the supposed difficult generic delimitation within the tribe. Surprisingly, and despite the floral uniformity, the pollen in *Psychotrieae* is more variable than in any other rubiaceous tribe (ROBBRECHT, 1988 : 192). However, this field also remains largely underexplored. A joint palynological and carpological study could thus prove to be most useful in our understanding of the generic concepts in *Psychotrieae*.

It is astonishing that students outside Africa never attempted to apply these fruit characters, which made the generic classification of African *Psychotrieae* revolutionary simple. Recent monographic work on non-African *Psychotrieae* continues to neglect these fruiting characters. While SOHMER's (1987) treatment of *Psychotria* made use of certain pyrene and seed characters, the presence or absence of PGSs is not evident in his descriptions or drawings.

Neither did SMITH & DARWIN (1988) use PGS characters to key out the Fijian genera of the *Psychotrieae*. These were not described, although they are well depicted for *Hedstromia* (*op. cit.* : fig. 99 A, B; pyrenes with 2 long basal marginal PGSs, very similar to those of *Chazaliella*!). TAYLOR (1989) made no mention of the occurrence of PGSs in the pyrene of *Palicourea*; the genus is well characterized by two basal marginal PGSs (ROBBRECHT, 1989).

Chazaliella letouzeyi Robbrecht, *sp. nov.* — Fig. 1, 2.

Species propter habitum saepius monocaulem, folios magnos spatulatos, inflorescentias congestas atque calycis lobos foliaceos in genere insignis, quoad pyrenarum dehiscentiam cum sulcis 2 lateralibus autem nullo dubio ad Chazaliellam pertinens.

TYPE : *Letouzey 8212*, Cameroun, Mvam (holo-, BR; iso-, BR).

Plants woody, generally single-stemmed and attaining only 1-1.5 m, rarely branched and somewhat taller, 2(-3) m high; twigs quickly becoming corky; leaves crowed at top of the branch(es); vegetative parts glabrous (except on inside of stipules), becoming blackish in the dried state. Leaves subsessile, petiole quickly becoming corky; blade spatulate, with acute tip and extreme base rounded, 20-32 × 8-16 cm, with 10-20 secondary veins on each side of the midrib; domatia and bacterial leaf galls absent. Stipules interpetiolar, narrowly triangular, outside glabrous and inside densely covered with brownish hairs. Inflorescences axillary and paired at nodes, each with ca. 15 flowers and few stipule-like bracts between them. Flowers (imperfectly known; only buds and dried up opened corollas observed) 5-merous, sessile, subtended by narrowly triangular, ciliate bracteoles; calyx consisting of a distinct tube ca. 3 mm long crowned by linear, hairy lobes of about the same length; corolla white, with valvate aestivation; tube ca. 5 mm long, with a dense ring of erect hairs in its upper half; lobes ca. 2-3 mm long, with hood-like tip; ovary 2-locular, each cell with one erect ovule; disk cylindrical; anthers subsessile, included in upper part of corolla-tube. Pollen grains (only observed in Wodehouse preparation) spherical, ca. 45 μm in diameter, 3-colpate. Drupes first orange, at full maturity red, ellipsoidal, ca. 12-15 × 15-20 mm, crowned by the long persistent calyx, with fleshy mesocarp and endocarp developed into two pyrenes; pyrenes broadly ovoidal in outline, somewhat flattened, ca. 10 × 10 mm, with 5 irregular ribs on the abaxial side, flat but with a minute basal crest at the adaxial side, opening with two long lateral preformed germination slits at the base. Seeds having the shape of the pyrenes (except the adaxial-basal crest); seed-coat pellicle-like, blackish brown, with a distinct central vascular bundle on the adaxial side; exotesta composed of delicate, ± isodiametric parenchyma-like cells without tannins or coloured substances; endosperm whitish, corneous, not ruminate; embryo very small, in a basal embryonal chamber filled with slimy tissue, with inferior radicle.

HABITAT : Rain forest floor.

DISTRIBUTION : Endemic to the Low Guinea Domain of the Guineo-Congolian Region (Fig. 3).

MATERIAL EXAMINED. — CAMEROUN : Mvam, 5 km SO d'Oveng, *Letouzey 8212* (BR); bordure de la rivière Mboua près Minkoumou, 30 km SE de Mvangam, *Letouzey 10071* (BR); près Mevous, 50 km SE



Fig. 1. — **Chazaliella letouzeyi** Robbrecht : **A**, habit ; **B**, apex (reconstructed from herbarium material ; from base onwards : pair of leaves, the proximal one cut away, pair of interpetiolar stipules, pair of young leaves, and terminal stipular cone) ; **C**, flower. (A, *Letouzey 9939* ; B, *Reitsma 3406* ; C, *Letouzey 10071*).

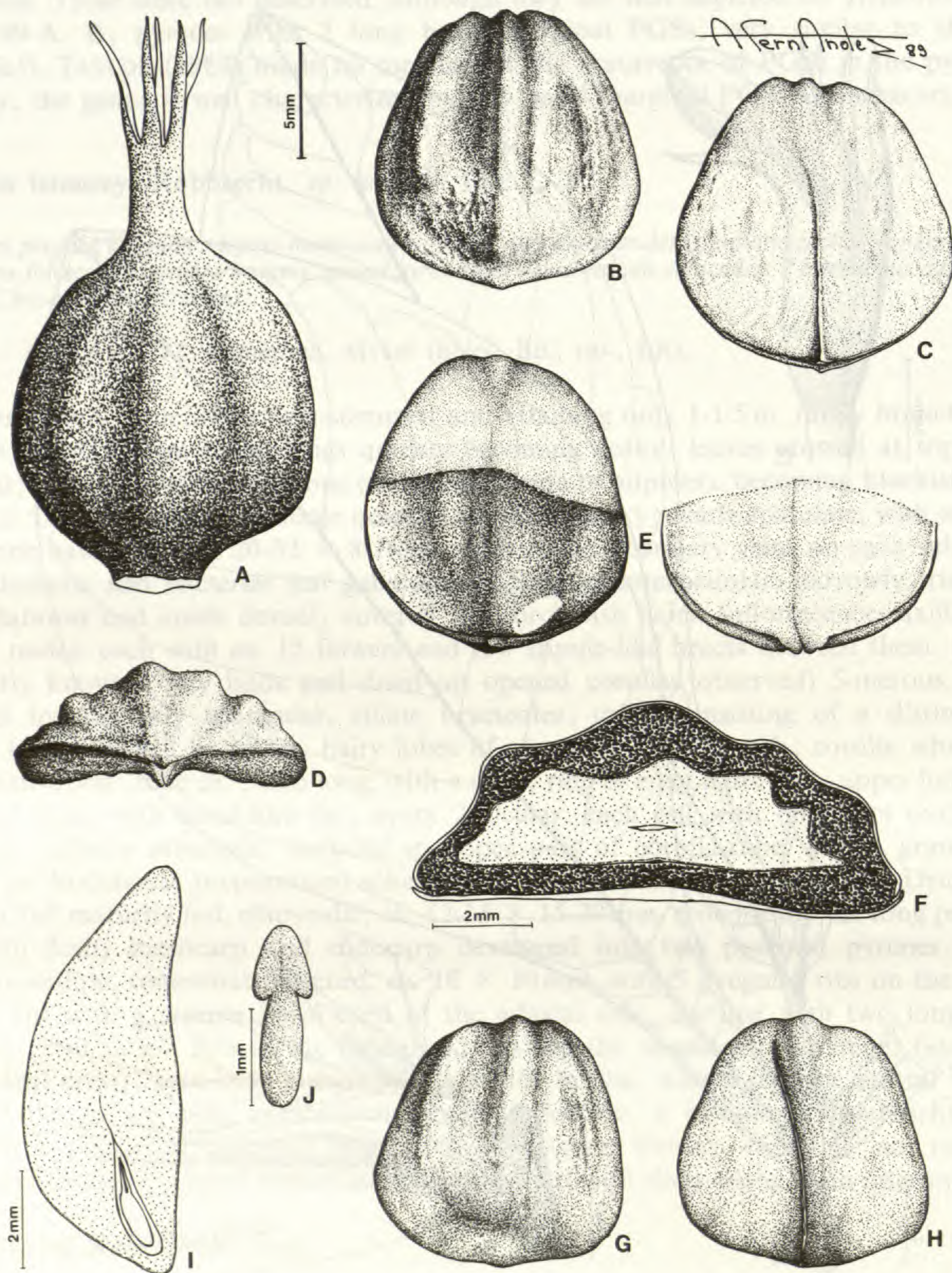


Fig. 2. — **Chazaliella letouzeyi** Robbrecht : **A**, fruit ; **B**, abaxial, **C**, adaxial & **D**, basal view of pyrene ; **E**, pyrene opened artificially (dotted line = rupture ; seed removed) showing two marginal germination slits ; **F**, cross-section of pyrene ; **G**, abaxial & **H**, adaxial view of a seed ; **I**, longitudinal section of a seed ; **J**, embryo. (The bold scale line applies to all figures except F, I, J ; *Letouzey 8212*).

d'Ebolowa sur piste d'Evindissi, *Letouzey 9939* (BR); Ngongondje Hill, near Ngom, on road Ebolowa-Ambam, *Koufani 182* (BR). — GABON : circonscription du Djoua, entre Macocou et Kambouia, *Le Testu 8884* (BR); ca. 15 km NE of Oveng, *J. M. & B. Reitsma 2228* (BR); Mont de Casque, ca. 20 km NW of Booué, *J. M. & B. Reitsma, C. Wilks & Th. Nzebi 3406* (WAG).

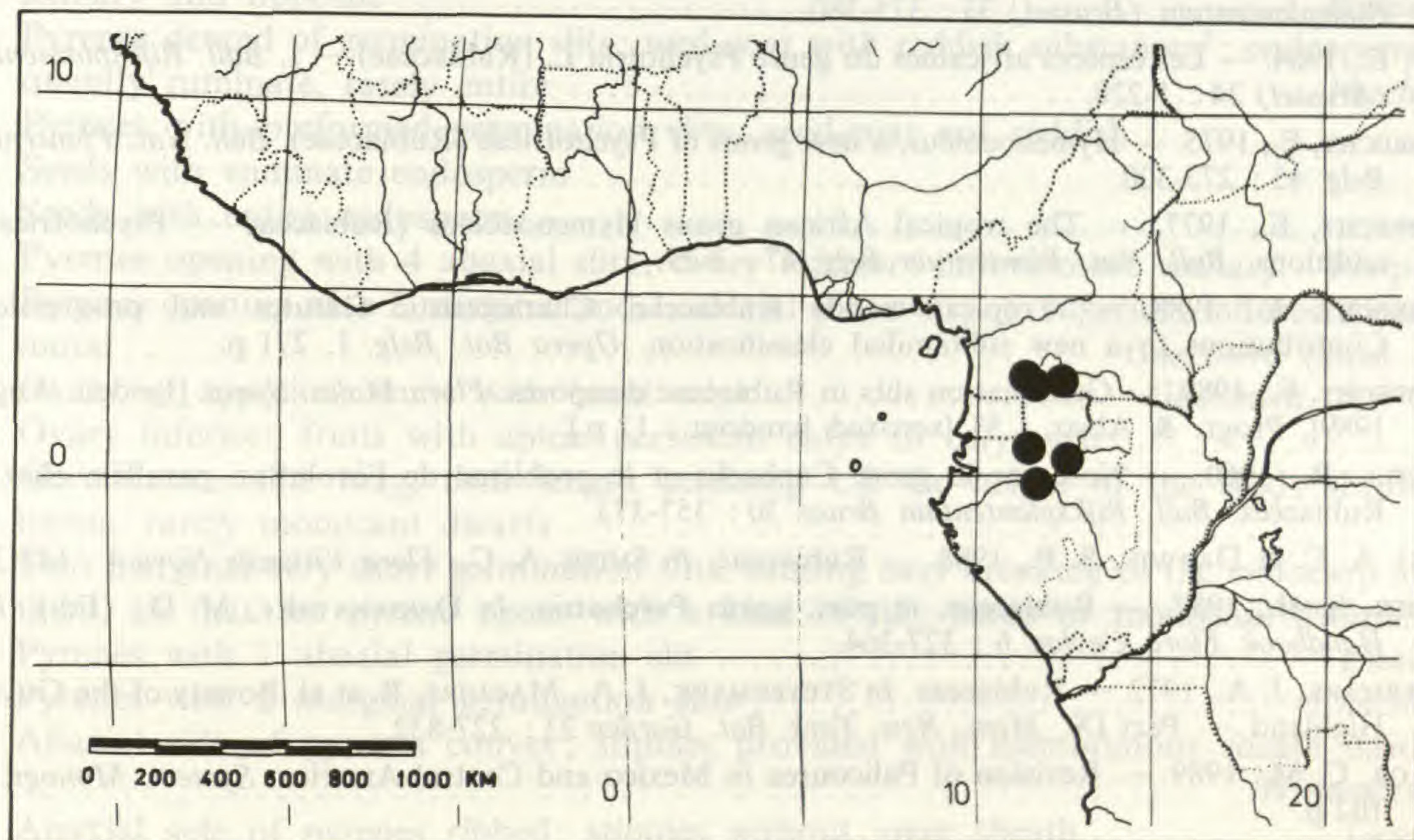


Fig. 3. — **Chazaliella letouzeyi** Robbrecht : distribution.

AFFINITY : It is difficult to indicate related species among the other *Chazaliella* (ca. 20 species keyed out in a synopsis by VERDCOURT, 1977). Most of them are shrubs with a quite different general habit, mainly because of the much smaller leaves and the pedunculate, branched inflorescences. In addition to the uncommon characters already mentioned in the foregoing paragraph 2, the spatulate leaves, larger than in any other *Chazaliella*, render *C. letouzeyi* distinct at first sight and exceptional in the genus. The only plausible candidate for a closer affinity seems to be *Chazaliella viridicalyx*, which also have sessile, densely congested (but terminal) inflorescences, well-developed foliaceous calyx-lobes, and rather large (but not spatulate), shortly petiolate leaves, and therefore was stated to be " quite unlike any other species of *Chazaliella* " (VERDCOURT, 1977 : 816). *C. viridicalyx*, however, occurring from S Cameroun to Cabinda, remains imperfectly known as its fruits have not yet been collected. Parallelism could well be the cause of the similar appearance of *C. viridicalyx*.

ACKNOWLEDGEMENTS : Prof. Dr. D. FERGUSON is gratefully acknowledged for improving the language. I am grateful to Mr. A. FERNANDEZ for preparing the drawings, and to Mrs. J. HONORÉ for help with the word processor.

REFERENCES

PETIT, E., 1963. — Rubiaceae africanae X. Colletoecema genre nouveau de Rubiaceae. *Bull. Rijksplantentuin (Brussel)* 33 : 375-380.

PETIT, E., 1964. — Les espèces africaines du genre Psychotria L. (Rubiaceae) — I. *Bull. Rijksplantentuin (Brussel)* 34 : 1-228.

ROBBRECHT, E., 1975. — Hymenocoleus, a new genus of Psychotrieae (Rubiaceae). *Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 45 : 273-300.

ROBBRECHT, E., 1977. — The tropical African genus Hymenocoleus (Rubiaceae — Psychotrieae) : additions. *Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 47 : 3-29.

ROBBRECHT, E., 1988. — Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. *Opera Bot. Belg.* 1, 271 p.

ROBBRECHT, E., 1989. — Germination slits in Rubiaceae diaspores. *Flora Males. Symp.* [Leiden, August 1989], Progr. & Abstr. : 53 [xeroxed handout : 12 p.].

SCHNELL, R., 1960. — Note sur le genre Cephaelis et le problème de l'évolution parallèle chez les Rubiacées. *Bull. Rijksplantentuin Bruss.* 30 : 357-373.

SMITH, A. C. & DARWIN, S. P., 1988. — Rubiaceae. *In* SMITH, A. C., *Flora Vitiensis Nova* 4 : 143-376.

SOHMER, S. H., 1987. — Rubiaceae, in part, genus Psychotria. *In* DASSANAYAKE, M. D., (Ed.), *Rev. Handbook Flora Ceylon* 6 : 327-364.

STEYERMARK, J. A., 1972. — Rubiaceae. *In* STEYERMARK, J. A., MAGUIRE, B. et al. Botany of the Guyana Highland — Part IX. *Mem. New York Bot. Garden* 23 : 227-832.

TAYLOR, C. M., 1989. — Revision of Palicourea in Mexico and Central America. *System. Monogr.* 26, 102 p.

VERDCOURT, B., 1976. — Rubiaceae (part 1). *In* POLHILL, R. M. (ed.), *Flora of tropical East Africa*, 414 p.

VERDCOURT, B., 1977. — A synopsis of the genus Chazaliella (Rubiaceae-Psychotrieae). *Kew Bull.* 31 : 785-818.

APPENDIX

PETIT's key to the African genera of the *Psychotrieae, Triainolepideae* and *Morindeae*. Translated from French and adapted, inter alia taking into account PETIT 1963 and ROBBRECHT 1975.

1. Ovary with 2 collateral ovules in each locule; drupe with a single plurilocular stone; locules opening basally (*Triainolepideae*) .... *Triainolepis*
   Ovary with a single ovule per locule; drupe with 1 two-locular stone or with (1-)2-many unilocular pyrenes 2
2. Seeds with soft oily endosperm and embryo ± as long as seeds (*Morindeae*) ... 3
   Seeds with horny, non-oily endosperm; embryo attaining 1/4-1/3 of seed height (*Psychotrieae*) 6
3. Fruits fused into globose syncarps; pyrenes with two basal marginal slits. *Morinda*
   Fruits ± solitary or in dense infructescences, but not fused 4

4\. Drupes with 1 two-locular stone up to 2 cm long, without apparent dehiscence .... *Colletoecema*
Drupes with 2-12 small pyrenes only a few mm long and with adaxial-basal lid. 5
5\. Drupes with 2 pyrenes with ± circular lid; inflorescences terminal[1]. *Trichostachys*
Drupes with 4-12 pyrenes opening with a ± rectangular lid; inflorescences congested, axillary and opposite .... *Lasianthus*
6\. Pyrenes devoid of germination slits; seed-coat with reddish substances[2]; endosperm frequently ruminate, rarely entire .... *Psychotria*
Pyrenes with preformed germination slits; seed-coat not reddish 7
7\. Seeds with ruminate endosperm 8
Seeds with entire endosperm 9
8\. Pyrenes opening with 4 abaxial slits; ovary inferior; inflorescence axillary. *Peripeplus*
Pyrenes opening with 2 marginal and 1 adaxial slit; ovary ± superior; inflorescences terminal .... *Gaertnera* (most *spp.*)
9\. Ovary ± superior; fruits with basal calyx .... *Gaertnera* (few *spp.*)
Ovary inferior; fruits with apical persistent calyx or calyx-scar 10
10\. Germination slits long, their length attaining 1/2 the height of the seed; shrubs or lianas, rarely monocaul dwarfs 11
Two marginal very short germination slits, causing easy breaking of the endocarp above them, so that the pyrene opens with a kind of lid; herbs or monocaul dwarfs. 12
11\. Pyrenes with 1 abaxial germination slit .... *Chasallia*
Pyrenes with 2 marginal germination slits .... *Chazaliella*
12\. Abaxial side of pyrenes convex; stipules provided with membranous sheath inside .. .. *Hymenocoleus*
Abaxial side of pyrenes ribbed; stipules without inner sheath .... *Geophila*

1\. Rarely (*Trichostachys spp.*) two pyrenes ± fused into a single structure resembling the two-locular putamen of *Colletoecema*; the distinction between these two genera is nowhere problematic, however, alone by habit and inflorescence position (*Colletoecema* : shrubs with axillary opposite inflorescence; *Trichostachys* : monocaul dwarfs with terminal inflorescences).

2\. Microscopic preparations of seed-coat embedded in Hoyer's gum turn reddish after a few days.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 351-354.

Un nouveau *Striga* (*Scrophulariaceae*) de l'Ouest africain

A. Raynal-Roques

Résumé : Description de *Striga ellenbergeri*, proche de *S. aequinoctialis*, provenant du Mali méridional.

Summary : *Striga ellenbergeri*, from Southern Mali, is described ; it is related to *S. aequinoctialis*.

Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Au cours de la révision du matériel ouest-africain du genre *Striga*, un échantillon s'est révélé appartenir à une nouvelle espèce qu'il est malheureusement seul à représenter ; dans l'attente, vaine, de découvrir de nouvelles récoltes conspécifiques, sa description a été retardée jusqu'à maintenant. Bien que cet unique spécimen, riche et en bon état, permette de mettre en évidence les caractères justifiant la distinction spécifique, il est regrettable que la variabilité morphologique ainsi que l'extension géographique de *S. ellenbergeri* nous échappent.

Striga ellenbergeri A. Raynal, *sp. nov.*

— *Striga bilabiata* auct. *non* (Thunb.) Kuntze : J.-P. Lebrun *in* G. Boudet & J. F. Ellenberger, Etude agrostologique du berceau de la race N'Dama dans le cercle de Yanfolila (République du Mali), I.E.M.V.T., Etude Agrostologique n° 30, 1971.

Herba stirpe perenne caulibusque erectis annuis. Folia anguste linearia. Bracteae angustae aequantes calycem 5,5-7 mm altum tubo 5-nervato lobisque subulatis. Corollae tubus calycis loborum coram apice prope mediam partem suam geniculatus. Capsula rostrata, 3-4 mm alta, calycis in tubo clausa.

A S. aequinoctiale *caulibus foliisque rugose pubescentibus, calyce duplo longiori, corollae tubo calycis loborum coram apice geniculato, praecipue differt.*

Type : *Ellenberger 892*, Mali, Yanfolila, savane à néré (*Parkia biglobosa*), 17.11.1970 (holo-, P ; iso-, ALF).

Striga ellenbergeri est une herbe vivace dont la souche contournée, en rhizome très court et ramifié, produit des tiges annuelles issues de l'aisselle de minuscules écailles ; le rhizome et la base des tiges portent des racines adventives. La tige émet parfois des rameaux florifères issus des dernières aisselles foliaires, au-dessous de l'épi. Les feuilles, très étroites et souples, sont plus longues que les entrenœuds. Toute la plante, tige, feuilles, bractées, bractéoles et calices, porte une double pilosité : des poils fins et souples peu abondants et des poils blancs, raides, à base bulbeuse, surtout répartis sur les marges et les nervures.

Les fleurs, subopposées à alternes, forment un épi lâche et étroit hors duquel les corolles jaillissent horizontalement. Les bractées sont brusquement plus courtes que les feuilles; leur longueur est égale ou à peine supérieure à celle du calice. Deux bractéoles subulées, longues de 3,5 à 5 mm, encadrent la fleur. Le tube du calice, scarieux, porte 5 nervures qui se prolongent dans les lobes subulés; les 4 lobes antérieurs sont longs de 1,5 à 2,5 mm, le postérieur est plus petit. La corolle bilabiée (rose?) a un tube coudé dans sa moitié inférieure, parfois même vers son tiers inférieur, au niveau des lobes du calice : la partie verticale (basale) du tube, haute de 5 à 6,5 mm, est toujours plus courte que la partie horizontale (apicale), dont la longueur est environ égale à celle de la lèvre inférieure; le tube porte des poils, les uns longs, d'autres capités-glanduleux, dont la densité varie; il s'évase graduellement vers le sommet et s'ouvre en une gorge large. La lèvre supérieure de la corolle est longue de 3 à 4 mm; les 3 lobes de la lèvre inférieure, longs de 6 à 9 mm, larges de 3 à 5, arrondis au sommet, ont une marge irrégulièrement crénelée.

Les 4 étamines sont situées dans le coude du tube de la corolle; à leur niveau, l'épiderme du tube est couvert de poils rétrorses; les anthères, longues de 1,6 mm, sont portées par des filets inégaux, mais insérés tous quatre au même niveau : les filets des étamines postérieures sont courts (0,5 mm), ceux des étamines latérales sont plus longs (1,8 mm). Le petit ovaire ovoïde (haut de 2 mm), est prolongé par un style long de 3,6 mm, y compris le stigmate en massue dont le sommet atteint le niveau de la base des anthères. Le calice fructifère n'est pas accrescent; la capsule, haute de 3 à 4 mm, est incluse dans le tube du calice; elle est ovale, large de 2 à 2,5 mm, et aplatie dans le plan des carpelles (ou plan de symétrie florale; la cloison intercarpellaire correspond au plus petit diamètre); son épaisseur est de 1 à 1,2 mm; elle est surmontée par la base du style indurée en bec (parfois le style entier persiste, terminé par le stigmate dont la face postérieure est finement pubescente). Lors de la déhiscence (loculicide), les deux valves, ovales et peu concaves, ne s'excurvent pas. Graines allongées-anguleuses, longues de 0,25 à 0,35 mm, à test orné de cellules allongées.

La nature parasitaire de *S. ellenbergeri* est indiscutable, ses racines étant connectées à de fines racines blanches qui appartiennent très probablement à des Graminées; on n'a aucune information concernant ses hôtes, mais on peut supposer qu'il s'agit de Graminées vivaces puisque ce *Striga* est en activité pendant la saison sèche, rythme d'ailleurs souvent observé chez les hémicryptophytes de ces régions; on peut préciser que, récolté à la mi-novembre, ses tiges sont apparues alors que la saison des pluies était déjà terminée et que les Graminées annuelles, achevant leur cycle, n'auraient pu assurer les apports nécessaires à son développement.

Le seul échantillon connu de *S. ellenbergeri* provient de l'extrême sud-ouest malien, près de la Guinée : c'est la région la plus pluvieuse du Mali. La plante était intégrée à une forêt claire herbeuse riche en espèces ligneuses et grandes Graminées vivaces (où *Andropogon gayanus* était abondant); cette végétation, établie sur un sol ferrugineux tropical profond plus ou moins sableux en surface, se trouvait surtout dans des biotopes relativement humides en raison de leur situation topographique (terrasses intermédiaires ou de bas de pente, peu au-dessus des cours d'eau) (Boudet & Ellenberger, 1971).

Dans le découpage phytochorique de l'Afrique occidentale, Yanfolila se situe près de la limite sud de la Région soudanienne, aux confins de la « Zone de transition régionale guinéo-congolaise/soudanienne » (White, 1986). Nous sommes donc là dans les savanes les plus humides, au passage vers les formations herbeuses secondaires de la région forestière.

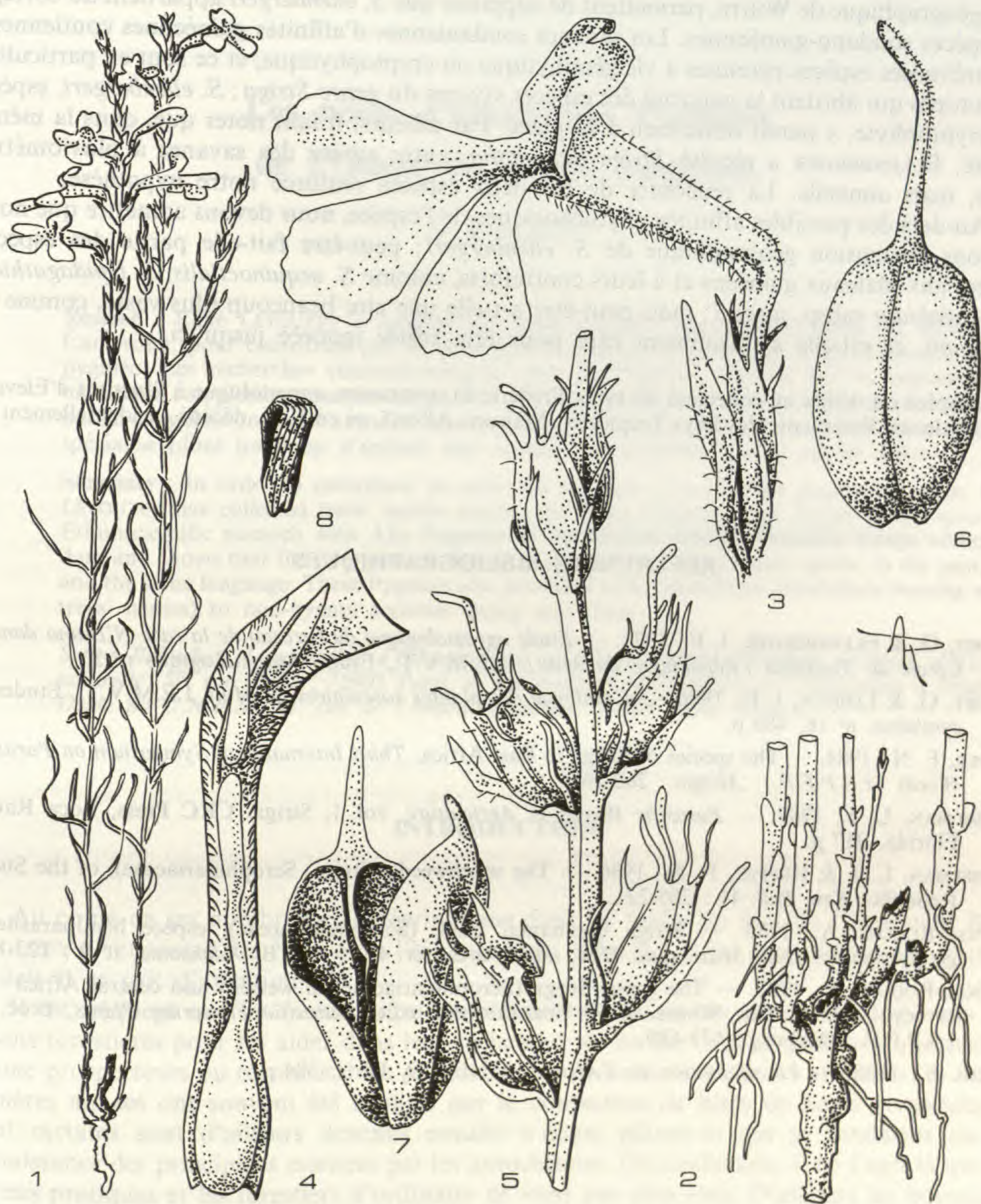


Fig. 1. — **Striga ellenbergeri** A. Raynal : **1**, plante entière × 2/3 ; **2**, souche (noter les restes de tiges des années précédentes) × 2 ; **3**, fleur × 5 ; **4**, tube de la corolle en coupe longitudinale sagittale, montrant les étamines et le pistil × 10 ; **5**, portion d'infrutescence × 5 ; **6**, capsule × 10 ; **7**, capsule après déhiscence × 10 ; **8**, graine × 50. (D'après le type).

La description du milieu où fut récoltée cette plante, ainsi que sa localisation dans le cadre phytogéographique de WHITE, permettent de supposer que *S. ellenbergeri* appartient au cortège des espèces soudano-guinéennes. Les savanes soudaniennes d'affinités guinéennes contiennent de nombreuses espèces pérennes à vie géophytique ou cryptophytique, et ce sont en particulier ces biotopes qui abritent la majorité des espèces vivaces du genre *Striga*; *S. ellenbergeri*, espèce hémicryptophyte, y paraît donc bien à sa place. Par ailleurs, il faut noter que, dans la même localité, ELLENBERGER a récolté *Striga macrantha*, autre espèce des savanes à pluviométrie élevée, mais annuelle. La rencontre de ces deux espèces renforce notre hypothèse.

Au-delà des possibles affinités phytochoriques de l'espèce, nous devons admettre que nous ignorons l'extension géographique de *S. ellenbergeri*; peut-être fait-elle partie des espèces limitées aux plateaux guinéens et à leurs contreforts, comme *S. aequinoctialis, S. lepidagathidis* ou *S. bilabiata* subsp. *jaegeri*; mais peut-être a-t-elle une aire beaucoup plus vaste, comme *S. baumannii*, et est-elle suffisamment rare pour être restée ignorée jusqu'ici.

L'espèce est dédiée au collecteur du type, Frédéric ELLENBERGER, agrostologue à l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (Maisons-Alfort), né en 1946, décédé accidentellement en 1978.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUDET, G. & ELLENBERGER, J. F., 1971. — *Etude agrostologique du berceau de la race N'Dama dans le Cercle de Yanfolila (République du Mali)*. I.E.M.V.T., Etude Agrostologique nº 30.

BOUDET, G. & LEBRUN, J.-P., 1986. — *Catalogue des plantes vasculaires du Mali*. I.E.M.V.T., Etudes et synthèses nº 16, 480 p.

HEPPER, F. N., 1984. — The species of Striga in East Africa. *Third International Symposium on Parasitic Weeds (I.S.P.F.P.), Aleppo* : 262-265.

MUSSELMAN, L. J., 1987. — *Parasitic Weeds in Agriculture*, vol. 1, Striga. CRC Press, Boca Raton, Florida, 317 p.

MUSSELMAN, L. J. & HEPPER, F. N., 1986. — The witchweeds (Striga, Scrophulariaceae), of the Sudan Republic. *Kew Bull.* 41 : 205-221.

RAYNAL-ROQUES, A., 1985. — Striga baumannii Engl. (Scrophulariaceae), espèce hémiparasite et géopyrophyte. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 7, sect. B, *Adansonia*, nº 2 : 123-133.

RAYNAL-ROQUES, A., 1987. — The genus Striga (Scrophulariaceae) in western and central Africa — a survey —. *In* H. Chr. WEBER & W. FORSTREUTER, edit., *Parasitic Flowering Plants*, Proc. 4th I.S.P.F.P., Marburg : 675-689.

WHITE, F., 1986. — *La végétation de l'Afrique*. UNESCO, Paris, 384 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 355-365.

Les noms d'arbres des Pygmées de l'Ouest du bassin congolais

S. BAHUCHET

Résumé : René LETOUZEY a recueilli les noms d'arbres des Pygmées Baka du Sud-Est du Cameroun, pour contribuer par la botanique à résoudre le problème d'une éventuelle langue pygmée. Les recherches ethnoscientifiques chez les Pygmées Aka de R.C.A. apportent des matériaux complémentaires, montrant tout à la fois que ces deux groupes Pygmées de l'Ouest du bassin congolais ont parlé autrefois une seule et même langue, et qu'ils ont fourni du vocabulaire spécialisé (dont les noms d'arbres) aux sociétés non-pygmées vivant auprès d'eux.

Summary : In order to contribute to solve the problem of a possible pygmy language, René LETOUZEY has collected trees' names among the Baka Pygmies from South East Cameroon. Ethnoscientific research with Aka Pygmies of the Central African Republic brings additional data and shows that the two western Pygmy groups of the Congo basin spoke, in the past, one and the same language. These Pygmies also provided some specialized vocabulary (among which trees' names) to non-pygmy societies living near them.

Serge Bahuchet, Laboratoire d'Ethnobiologie et Biogéographie, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire des Langues et Civilisations à Tradition Orale du C.N.R.S., 44, rue de l'Amiral Mouchez, 75014 Paris, France.

INTRODUCTION

Au cours de ses nombreuses pérégrinations dans les forêts du Sud du Cameroun, René LETOUZEY a rencontré des êtres dont l'intimité avec la forêt a forcé son admiration, et pour lesquels il se prit d'affection.

Il est fréquent que les forestiers ou les botanistes utilisent les talents des habitants des régions forestières pour les aider dans leur recherche, au moins comme guides et quelquefois comme prospecteurs ou récolteurs. En particulier, les inventaires forestiers effectués ces trente dernières années ont souvent été facilités par la confection de listes de noms vernaculaires (dont certains sont d'ailleurs devenus ensuite « noms pilotes ») qui se fondaient sur la connaissance des principales essences par les autochtones. Généralement, il ne s'agit là que de moyens pratiques et les forestiers d'ordinaire ne vont pas plus loin. D'ailleurs les botanistes systématiciens ont souvent une position réservée sur la valeur à accorder aux noms vernaculaires (cf. à ce propos BARRAU, 1971). Cependant LETOUZEY ne s'est pas arrêté là.

Impressionné par la personnalité et le savoir de ses guides pygmées Baka (ou Bibaya selon leur nom en langue fang) au Sud-Est du Cameroun et passionné par cette nomenclature

botanique, LETOUZEY a procédé à la détermination des arbres dénommés par eux. Il a ainsi publié plusieurs listes, de plus en plus longues (LETOUZEY, 1964, 1966, 1976). Il compléta d'ailleurs ces données par un inventaire des noms d'arbres d'un autre groupe pygmée, les Bagyeli, vivant au Sud-Ouest du Cameroun au bord de l'Océan Atlantique (LETOUZEY, 1964, p. 377-378, et surtout 1975).

LA LANGUE DES PYGMÉES

Après s'être attaché à recueillir avec précision les dénominations baka des arbres, LETOUZEY a entrepris une recherche systématique des noms vernaculaires de ces espèces dans le plus grand nombre possible de langues, aussi bien du Sud-Est du Cameroun (les voisins des Baka) que des autres pays forestiers, R.C.A., Gabon, Congo et Zaïre.

Son but était de contribuer par la botanique à la découverte de vestiges d'une *éventuelle langue pygmée*. On sait en effet que les langues parlées par les Pygmées d'Afrique équatoriale n'appartiennent pas à une famille linguistique distincte mais qu'au contraire elles sont, dans tous les cas, apparentées à des parlers de Grands Noirs agriculteurs (à la différence des Bochimans d'Afrique australe, l'autre peuple de chasseurs-cueilleurs d'Afrique, dont les fameuses langues à clics constituent une famille à part entière). Aussi la question fut très tôt posée de l'existence d'une langue originelle perdue. Se fondant, à juste titre, sur la familiarité des Pygmées avec la forêt, LETOUZEY pensait que le vocabulaire spécialisé pourrait être un bon « refuge » de mots de cette langue hypothétique. Aussi se demandait-il si ces termes particuliers pouvaient « se maintenir inchangés depuis de lointaines origines, au cours de l'évolution d'une langue ».

Il fit aussitôt remarquer que cette vue est bien trop optimiste, et que « ces noms s'acquièrent, s'empruntent momentanément, s'assimilent phonétiquement, s'oublient... » (1976, p. 19).

Cela, d'autant plus que « la nature, les plantes en particulier, tiennent encore une large place, non seulement dans la vie des Pygmées mais encore dans la vie des autres Noirs » (1966, p. 481).

LETOUZEY pensait donc logiquement que si une telle langue pygmée n'a pas existé, « il devait être possible de démontrer que tout le vocabulaire botanique des Pygmées bibaya camerounais peut se rattacher à celui correspondant de langues bantoues ou oubanguiennes », ou bien, à l'inverse, « si la réponse doit être positive, il devait être possible de mettre en évidence l'existence de termes propres aux Pygmées » (1976, p. 21).

N'étant pas linguiste, LETOUZEY s'est heurté au problème de la transcription phonétique des termes vernaculaires, qu'il a cherché à résoudre de son mieux, ainsi qu'il s'en explique dans ses publications. Dans quelques cas sa difficulté, bien compréhensible, à sentir des différences phonétiques subtiles telles que les hauteurs tonales qui distinguent deux voyelles (une oreille africaine distingue un i à ton haut d'un i à ton bas), ou bien à noter grâce à des signes particuliers l'opposition entre voyelles ouvertes et d'autres fermées (en particulier le o de « rauque » par rapport au o de « roc ») l'amène à présenter le « même » nom vernaculaire

pour plusieurs espèces différentes, considérant comme synonyme (ou fautif) ce qui n'était que homonyme. Ainsi par exemple :

i à ton haut [í], i à ton bas [ì] ; "rauque" [rok] ; "roc" [rɔk]
"bongo" bɔ̃ŋgɔ̃ *Ficus leprieurii*, Moracée
mbɔ̄ŋgɔ̀ *Fernandoa adolfi-friderici*, Bignoniacée.

LES NOMS BAKA

LETOUZEY rechercha des noms qui seraient propres aux Pygmées Baka, à l'exclusion de toute autre langue.

En 1976, il publia les conclusions de ses nombreuses années de recherche sur la nomenclature des arbres des Pygmées Baka du Sud-Est du Cameroun. Une publication antérieure (1966) se terminait par une liste de 281 espèces bien déterminées dont les noms baka n'étaient pas reliés à d'autres langues, liste qui fut augmentée jusqu'à atteindre 360 espèces d'arbres, auxquelles correspondaient environ 460 noms recueillis chez les Baka, à cause de nombreuses synonymies.

Il obtint trois résultats d'importance.

— En premier lieu, il montra que les Baka se distinguent des autres populations de l'Est du Cameroun, par le fait qu'ils « utilisent des dénominations, presque sans exception, différentes de celles employées par les ethnies, une quinzaine au total, à l'intérieur desquelles vivent ces Pygmées » (1976, p. 19). Cela signifie qu'ils n'ont subi aucune influence de ces ethnies en ce qui concerne le vocabulaire des arbres, en dépit des relations de clientélisme qui les unissent.

— En revanche, il releva les nombreuses analogies avec les noms d'arbres en langues mbati (ou isongo) et ngbaka-mabo parlées par des Grands Noirs de la Lobaye en République Centrafricaine, à 500 km de son lieu d'investigation, dont on avait de longue date reconnu les relations linguistiques avec le baka (cf. JACQUOT, 1959). Toutefois, si les similitudes entre baka et ngbaka peuvent s'expliquer par la parenté linguistique (il s'agit de deux langues oubanguiennes), il n'en va pas de même avec le mbati, qui est une langue bantoue. De plus, 23 % des noms se retrouvent dans les trois langues comme le montre le Tableau 1.

TABLEAU 1

Nombre	baka seul	baka + ngbaka (oubanguien)	baka + mbati (bantou)	baka + ngbaka + mbati
70	30	15	9	16
100 %	43	21	13	23

LETOUZEY en conclut donc « ... que les noms des végétaux, contrairement à l'opinion de certains, n'échappent guère à ce vaste brassage linguistique — au moins pour le vocable — qui se pratique depuis fort longtemps déjà en Afrique centrale... » (1976, p. 30).

Cette situation complexe l'amena à discuter de la possibilité de l'emprunt de vocables pygmées par des Grands Noirs, hypothèse qu'il repoussa pour deux raisons : d'une part à cause de l'absence de synonymies en ngbaka ou en isongo, alors qu'elles sont très fréquentes en baka ; d'autre part à cause du statut social inférieur des Pygmées, considérés par les villageois comme des « vassaux », ce qui les conduit à faire usage des noms des Grands Noirs en face d'étrangers, situation aboutissant, pensait-il, « à une imprégnation totale et définitive avec oubli du terme primitivement employé » (1976, p. 33).

— En dernier lieu, il trouva des noms qui paraissent propres aux Pygmées Baka. En procédant par sélections successives, il arriva en effet à une liste de 104 termes attestés uniquement en baka, parmi lesquels, précisait-il, se trouvent probablement quelques « termes d'origine », surtout si l'on retrouve certaines de ces dénominations dans d'autres groupes pygmées.

AKA ET BAKA COMPARÉS

Notre étude ethnoécologique des Aka de République Centrafricaine (BAHUCHET, 1985) apportait des documents sur un groupe différent des Baka, condition favorable à une recherche comparative, puisqu'il s'agit là de Pygmées parlant une langue bantoue, et donc d'une autre famille linguistique que le baka, langue oubanguienne.

Toutefois nous avons également été confronté au problème de la circulation de vocabulaire entre sociétés d'économies différentes mais vivant dans le même écosystème, ce qui nous a conduit à émettre des hypothèses quelque peu différentes de celles de LETOUZEY.

La présence de mots particuliers, dans plusieurs langues et indépendamment des familles linguistiques, nous conduit à des analyses plus fines mettant en cause des éléments relevant de la sociolinguistique, de même que des techniques et de l'économie. C'est que le vocabulaire est considéré comme un reflet de l'histoire des sociétés, suivant en cela HAUDRICOURT (par exemple, 1987). De ce fait nous ne saurions limiter notre enquête au relevé des noms « propres aux Pygmées » et à eux seuls, puisqu'au contraire le lexique sera le témoignage des contacts entre populations (cf. BAHUCHET & THOMAS, 1986). Plus précisément, nous prenons comme hypothèse, à l'inverse de LETOUZEY, que lorsqu'un groupe pygmée partage des noms d'arbres, c'est-à-dire un lexique très spécialisé, avec deux peuples de langues appartenant à deux familles différentes, le mot peut être d'origine « pygmée », et avoir fait l'objet d'un emprunt par les deux autres groupes. En effet, « si les termes désignant les réalités forestières se trouvaient être d'origine noire, comment se fait-il qu'aussi bien Oubanguiens que Bantous utilisent les mêmes ? » (THOMAS, 1979, p. 159).

Nous avons donc confronté les documents recueillis chez les Aka avec les listes baka de LETOUZEY, après les avoir complétées phonétiquement grâce au *Dictionnaire baka* de BRISSON & BOURSIER (1979 ; cf. aussi BRISSON, 1988), ainsi que par une très courte enquête personnelle au Cameroun. Sur un plan régional, nous avons inclus, dans les listes de vocabulaire, les



langues de deux groupes supplémentaires de Grands Noirs de Lobaye, alors inconnus de LETOUZEY, comparant ainsi deux ensembles de parlers, d'une part le ngando et l'isongo, langues bantoues apparentées à l'aka, d'autre part le ngbaka et le monzombo, langues oubanguiennes apparentées au baka[1].

Les deux listes aka et baka ainsi obtenues coïncident pour 202 espèces (dont 198 déterminées avec exactitude), auxquelles correspondent 180 termes (Tableau 2). Parmi ceux-ci, *119 sont identiques dans les deux langues*, soit *66* %, ce qui, on le voit, représente une proportion très élevée.

TABLEAU 2

Nombre d'espèces botaniques comparées	Nombre de termes y correspondant	Nombre de termes identiques aka/baka	Total
202	180	119	66 %

Que la nomenclature des éléments les plus remarquables de l'écosystème soit ainsi partagée aux deux tiers par les langues des deux principaux groupes pygmées de l'Ouest du bassin congolais constitue un fait qui mérite d'être souligné, et dont la *portée historique* est considérable.

Sur un plan régional, nous avons recueilli une liste bien documentée de 103 noms,

1. Nos documents sur l'aka proviennent de travaux collectifs de membres du LACITO (E. MOTTE, 1980, J. M. C. THOMAS, S. BAHUCHET) et d'une liste aka-mbènzèlè (Sangha) établie par le Ministère des Eaux et Forêts (R. GIGUET, mss.).

permettant de rechercher sur l'ensemble du bassin congolais les zones où l'on retrouverait des termes identiques aux deux groupes pygmées [1].

Une importante partie de la liste des noms qui sont communs à l'aka et au baka est constituée par des termes représentés dans une aire géographique relativement large (36 noms soit 35 %, Tableau 3). Mais une proportion équivalente correspond à des noms trouvés seulement chez les Aka et les Baka (26), ou bien dans seulement une langue *non pygmée* directement en contact, où l'emprunt à ces derniers ne fait aucun doute (8 mots, soit un total de 34 noms sur 103, 34 %). Le dernier tiers (33 noms) correspond à des noms attestés dans les langues de la Lobaye (6 dans les langues oubanguiennes apparentées au baka, 6 %, 16 dans les langues bantoues C10 proches de l'aka, 15 %, et 11 à la fois dans les deux familles, 10 %).

TABLEAU 3

Noms communs aka/baka	Attestés seulement aka/baka	a + b + une seule langue	a + b + langues Lobaye seulement			Large répartition
N 103	26	8		33		36
			Oub.	C10	les 2	
N	34		6	16	11	
% 100	33			32		35

L'examen de chaque mot permet d'en préciser l'origine ethnique, en tenant compte du nombre des langues qui l'utilisent et de leur parenté génétique. Pour ce faire, nous appliquons le principe énoncé au début, à savoir qu'un mot présent à la fois chez les deux groupes pygmées et dans quelques langues de familles linguistiques différentes est vraisemblablement d'origine pygmée. Ainsi parmi les noms de la dernière catégorie citée, pouvons-nous en reconnaître 25 qui sont assurément d'origine pygmée, ayant été empruntés par divers Grands Noirs (cf. Annexe). Par ailleurs, l'étude de la morphologie des mots dans l'une ou l'autre des langues (en particulier la composition syllabique dans sa relation avec les préfixes de classe bantous), nous informe sur le sens des emprunts. Neuf arbres se dégagent de cette manière. Par exemple, *Staudtia stipitata* (Myristicacée), porte un nom d'origine pygmée **màlàngà**, que les Grands Noirs de langues bantoues ont emprunté en l'insérant dans leur propre système de classes nominales : singulier **mò.làngá**, pluriel **mì.làngá**.

A l'inverse, nous pouvons reconnaître plusieurs noms d'arbres qui ont nettement été empruntés par les Pygmées à l'une ou l'autre langue de Grands Noirs, du fait de la présence de ces termes dans de nombreuses langues *sans contact avec les Pygmées*. C'est le cas pour le Fromager *Ceiba pentandra* (Bombacacée) et pour *Erythrophloeum suaveolens* (Césalpiniacées) dont les noms aka et baka sont nettement d'origine oubanguienne. Ces deux arbres sont aussi fréquents en savane arborée qu'en forêt, et tous deux ont une place importante dans l'ensemble des sociétés villageoises ; le Fromager est fréquemment planté comme haie ou dans le cadre des cérémonies (sur les tombes de jumeaux en particulier), et l'*Erythrophloeum* est la plante qui fournit le poison d'ordalie. D'autres noms sont vraisemblablement d'origine bantoue, si l'on en

1. On trouvera dans notre thèse l'analyse détaillée de ces listes (BAHUCHET, 1989, p. 178-213).

croit le grand nombre de langues de cette famille qui les utilise. Ainsi pour *Alstonia boonei* (Apocynacée, **guga**), *Antiaris africana* (Moracée, **sosa**), *Bosquiea angolensis* (Moracée, **pongi**), *Chlorophora excelsa* (Moracée, **bangi**), *Entandrophragma cylindricum* (Méliacée, **boyo**), *Guibourtia demeusei* (Césalpiniacée, **paka**), *Musanga cecropioides* (Moracée, **kombo**), *Pentaclethra macrophylla* (Mimosacée, **bala**), *Piptadeniastrum africanum* (Mimosacée, **kungu**), *Raphia spp.* (Arécacées, **peke**) ou encore *Uapaca spp.* (Euphorbiacées, **sengi**). La large diffusion de certains de ces noms est certainement due à l'intérêt économique ou culturel de sous-produits, tels que l'écorce médicinale d'*Alstonia boonei*, la résine de copaliers *Guibourtia*, les graines comestibles de *Bosquiea* ou l'écorce à tapa d'*Antiaris africana* (Moracée).

Par ailleurs, nous savons que chaque groupe pygmée parle une langue qu'il a empruntée à des ethnies de Grands Noirs au cours de son histoire. Aussi peut-on penser que parmi les noms d'arbres qui sont différents dans les deux langues pygmées, certains ont été empruntés par le groupe pygmée en même temps qu'il apprenait la langue des Grands Noirs. Cela semble être le cas par exemple, dans la liste baka publiée par LETOUZEY, du *Barteria fistulosa* (Passifloracée, **pambo**).

CONCLUSION : NOMS D'ARBRES ET HISTOIRE

Nos comparaisons confirment donc ce que LETOUZEY avait entrevu : on trouve bien des noms d'arbres qui ne doivent rien à d'autres populations que les Pygmées dans la forêt d'Afrique centrale, et qui témoignent donc d'un *état antérieur de leurs langues*. On peut même aller plus loin, puisque ces noms *unissent deux peuples pygmées* géographiquement séparés qui, *de nos jours*, ne sont pas linguistiquement apparentés. On peut donc avancer que *les Aka et les Baka ont autrefois parlé la même langue dont il ne reste aujourd'hui que du vocabulaire spécialisé*. Nos recherches le confirment, qui touchent un lexique très large, comprenant aussi les noms d'animaux, les techniques, la musique et les rituels (BAHUCHET, 1989).

Par contre l'opinion de LETOUZEY quant au non-emprunt de lexique par les Grands Noirs, n'a pas pu être confirmée. Les Pygmées en tant que spécialistes de la forêt, ont bel et bien fourni du vocabulaire à leurs alliées villageois, en dépit de leur actuel statut social inférieur. Les synonymies relevées par LETOUZEY sont à mettre au compte du plurilinguisme qui les caractérisent.

Le deuxième apport concerne les déplacements des populations. LETOUZEY (1976, p. 28) avait relevé trois cas d'arbres à distribution restreinte, pour lesquels les Baka utilisent le nom fang : ils correspondent à *Coula edulis, Poga oleosa* (deux noix alimentaires d'importance, mais localisées uniquement dans l'Ouest de l'aire baka) et *Monopetalanthus pellegrinii*. Une quatrième espèce, *Dacryodes buettneri*, à fruits comestibles mais assez localisée, n'a pas de nom baka qui ait pu être recueilli. Il en déduit une migration « assez récente » des Baka. Ces quatre plantes font exception, car la recherche comparative à grande échelle montre que lorsqu'il y a vocabulaire partagé, ce n'est pas au Cameroun qu'il se trouve mais vers la Lobaye et même au-delà vers l'Est du bassin congolais. Ainsi ce vocabulaire témoigne en effet d'un *déplacement* du peuple baka, depuis l'Est jusqu'à l'aire de répartition occidentale de ces arbres particuliers dont les Fang, déjà présents dans cette région, leur ont donné les noms.

L'ÉVOLUTION D'UNE TERMINOLOGIE

Sur un plan plus général, la recherche comparative que nous avons menée nous informe sur certains processus d'évolution des terminologies. Il apparaît en effet que le lexique botanique, même dans le cas d'une société spécialisée comme celle de chasseurs-collecteurs forestiers, est sujet à des renouvellements, tout comme les autres éléments de la langue.

Ainsi pour l'une et l'autre des langues pygmées, aka comme baka, on peut distinguer plusieurs sortes de dénominations des arbres, répondant aux conditions suivantes :

1) celles communes aux deux groupes pygmées,
— et à eux seulement ;
— largement répandues parmi leurs voisins ;
— retrouvées uniquement dans des langues géographiquement éloignées ;
2) celles présentes dans une des deux langues seulement,
— mais également en commun avec des voisins ;
— retrouvées par ailleurs dans des langues géographiquement éloignées.

De ce fait on considérera que ces séries correspondent à *des étapes différentes* dans la formation de ce vocabulaire. En effet :

— les mots communs aux seules deux langues pygmées correspondent à un *fonds commun*, qui n'a pas été modifié par le contact avec d'autres sociétés ;

— les noms présents dans les deux langues pygmées et dans les langues apparentées de Grands Noirs témoignent d'emprunts de vocabulaire spécialisé par ces derniers, traces d'échanges culturels et économiques ;

— les noms présents dans des langues géographiquement éloignées témoignent de *mouvements* postérieurs à un contact au cours duquel les sociétés ont échangé du vocabulaire.

Enfin, l'existence des noms dont on ne trouve pas d'équivalents dans d'autres langues montre qu'une partie du vocabulaire se crée par la langue elle-même cependant qu'une autre partie s'acquiert auprès de voisins.

Si l'on maintient que les deux groupes pygmées ont partagé le même lexique avant d'être séparés, on peut considérer que l'évolution ultérieure respective en a été différente, ce qui entraîne qu'une des langues a pu être influencée par d'autres parlers, et pas la seconde. En conséquence, dans la série des noms propres à une seule langue pygmée et dont on ne trouve pas d'autres équivalents, il y a en partie des innovations, et en partie des noms pygmées perdus par l'autre groupe, mais rien ne permet de les distinguer.

Peut-on déterminer des critères d'emprunt ? Quels sont les types de mots qui s'empruntent ? Il y a, à l'évidence, tous les cas possibles. Des arbres de grande taille tout comme des arbustes sont présents dans la liste des noms différents en aka et en baka ; des arbres dont l'usage est important portent des noms propres aux seuls Pygmées, ou au contraire des noms plus largement répandus dans les langues des Grands Noirs...

Une chose est certaine, c'est que la présence du même nom dans des langues différentes

signifie que les locuteurs ont parlé ensemble de la même chose, et ce cas n'est pas limité à la désignation de produits commerciaux bien connus, comme nous le démontrons dans notre ouvrage (BAHUCHET, 1989).

René LETOUZEY avait bien vu la valeur que pouvait revêtir, pour la connaissance du passé des sociétés, un vocabulaire spécialisé tel que les noms d'arbres. C'est grâce à son travail de botaniste qu'il nous fût possible de progresser dans des recherches comparatives fructueuses, car seule la conjonction de déterminations scientifiques rigoureuses et de notations phonétiques précises permet de comparer des listes de langues différentes avec quelque sûreté. Au prix d'un examen minutieux, chaque mot devient ainsi un précieux témoin des contacts entre les peuples.

BIBLIOGRAPHIE

BAHUCHET, S., 1985. — *Les Pygmées Aka et la forêt centrafricaine, ethnologie écologique.* SELAF (Paris), « Ethnosciences 1 », 638 p.

BAHUCHET, S., 1989. — *Les Pygmées Aka et Baka : contribution de l'ethnolinguistique à l'histoire des populations forestières d'Afrique Centrale.* Thèse de Doctorat d'Etat ès-Lettre et Sciences Humaines, Université René Descartes-Paris V, 3 vol., 766 p. mult.

BAHUCHET, S. & THOMAS, J. M. C., 1986. — Linguistique et histoire des Pygmées de l'ouest du bassin congolais. *Sprache und Geschichte in Afrika* 7 (2) : 73-103.

BARRAU, J., 1971. — L'Ethnobotanique au carrefour des sciences naturelles et des sciences humaines. *Bull. Soc. Bot. France* 118 : 237-248.

BRISSON, R., 1988. — *Utilisation des plantes par les Pygmées Baka.* B.P. 1855 (Douala), 355 p.

BRISSON, R. & BOURSIER, D., 1979. — *Petit dictionnaire Baka-Français.* B.P. 1855 (Douala), 506 p.

HAUDRICOURT, A. G., 1987. — *La technologie, science humaine : recherches d'histoire et d'ethnologie des techniques.* Editions M.S.H. (Paris), 344 p.

JACQUOT, A., 1959. — La langue des Pygmées de la Sangha. Essai d'identification. *Bull. de l'Inst. d'Etudes Centrafricaines* 17-18 : 35-42.

LETOUZEY, R., 1964. — Dénominations pygmées de quelques arbres et arbustes forestiers camerounais. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.* 11 (10-11) : 347-383.

LETOUZEY, R., 1966. — Recherches sur la nomenclature botanique des Pygmées. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.* 13 (10-11) : 479-543.

LETOUZEY, R., 1975. — Noms d'arbres des Pygmées Bagielli dans le Sud-Ouest du Cameroun. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.* 22 (1-2-3) : 23-45.

LETOUZEY, R., 1976. — *Contribution de la botanique au problème d'une éventuelle langue pygmée.* SELAF (Bibliothèque 57-58), 147 p.

MOTTE, M.-E., 1982. — *Les plantes chez les Pygmées aka et les Monzombo de la Lobaye (RCA).* SELAF (Bibliothèque 80-81-82), 546 p.

THOMAS, J. M. C., 1979. — Emprunt ou parenté? A propos des parlers des populations forestières de Centrafrique. *In* : S. BAHUCHET (éd.), *Pygmées de Centrafrique.* SELAF (Bibliothèque 73-74) : 141-169.

ANNEXE

LISTE DES ARBRES PORTANT DES NOMS D'ORIGINE PYGMÉE

A - NOMS UNIQUEMENT AKA ET BAKA

Albizia ferruginea, Mimosacée -
a. et b. lɔ̀ndà

Bombax buonopozense, Bombacacée -
a. et b. ndɔ̀mbì

Camptostylus mannii, Flacourtiacée -
a. nzángálé, b. yāngālē

Celtis tessmannii, Ulmacée -
a. kɛ́kɛ́lɛ́, b. kɛ̄kɛ̄lɛ̄

Copaifera mildbraedii, Césalpiniacée -
a. mɔ̀.ndǜmbá, b. mɔ̀ndǜmbā

Donella pruniformis, Sapotacée -
a. màíngádíè, b. ngájɛ̄

Drypetes ituriensis, Euphorbiacée -
a. góngó, b. gōngō

Drypetes cf. *gilgiana*, Euphorbiacée -
a. kpásɔ̀, b. kpāsɔ̀

Duboscia macrocarpa, viridiflora, Tiliacée
- a. et b. ngúlúmá

Ficus mucuso, Moracée -
a. wáwá, b. èwāwā

Gossweilerodendron balsamiferum,
Césalpiniacée - a. ngɔ̀ndǜ, b. gɔ̀ndǜ

Guarea thompsonii, Méliacée -
a. è.nzɔ̀mbɔ̀, b. ènjɔ̀mbɔ̀

Klainedoxa gabonensis, Irvingiacée -
a. bɔ̀.kɔ̀kɔ̀, b. bɔ̀kɔ̀kɔ̀

Nauclea pobeguinii, diderrichii, Rubiacée
- a. mɔ̀sɛ̀, b. mɔ̀sɛ̄

Ochthocosmus africanus, Ixonanthacée -
a. dì.kúmbì, b. lìkūmbì

Ongokea gore, Olacacée -
a. è.sɔ́lɔ̀, b. bùsɔ̄lɔ̀

Parinari excelsa, Chrysobalanacée -
a. mɔ̀.mbɔ̀kɔ̀là, b. mɔ̀mbɔ̀kɔ̀là

Phyllanthus discoideus, Euphorbiacée -
a. è.kàngɔ̀, b. kàngɔ̀

Picralima nitida, Apocynacée -
a. mɔ̀tɔ́tɔ̀kɔ̀, b. mɔ̀tɔ̄tɔ̀kɔ̀

Porterandia cladantha, Rubiacée -
a. ngɔ̀bɔ́, b. ngɔ̀bɔ̄

Ricinodendron heudelotii, Euphorbiacée -
a. è.kɔ́pɔ̀, b. gɔ̄bɔ̀

Santiria trimera, Burséracée -
a. dì.bàbà, b. lìbābà

Strombosia pustulata, *Strombosiopsis tetrandra*, Olacacée -
a. mɔ̀.mbóngó, b. bɔ̀mbōngō

Synsepalum stipulatum, Sapotacée -
a. mɔ̀.kɛ́nzɛ́nzɛ́, b. mɔ̀kɛ̄njɛ̄njɛ̄

Terminalia superba, Combrétacée -
a. mɔ̀.ngɔ́lú, b. ngɔ̄lū

Tetrorchidium didymostemon,
Euphorbiacée - a. nzɛ́nɛ̀, b. njɛ́nɛ̄

B - NOMS EMPRUNTÉS AUX PYGMÉES PAR D'AUTRES LANGUES

Afrostyrax lepidophyllus, Styracacée -
a. mɔ̀.ngémbá, b. ngìmbà

Antrocaryon klaineanum, Anacardiacée -
a. mɔ̀.gɔ̀ngɛ́, b. gongu

Antrocaryon micraster, Anacardiacée -
a. bɔ̀.zàlí, b. moyali

Autranella congolensis, Sapotacée -
a. bàngà, b. pāngā (fruit de l'arbre kɔ̄lɔ̄)

Camptostylus mannii, Flacourtiacée - a. nzángálé, b. yāngālē

Carapa procera, Méliacée - a. gòzó, b. gòjō

Celtis mildbraedii, zenkeri, Ulmacée - a. ngɔ̀mbè, b. ngōmbē

Croton oligandrus, Euphorbiacée - a. ndéngò, b. ndéngō

Desplatsia dewevrei, Tiliacée - a. nzámbálámbá, b. līāmbā

Dialium guineense, pachyphyllum, Césalpiniacée - a. et b. mbàsɔ̀

Dichrostachys cinerea, Mimosacée - a. ngánzá (Lobaye) mɔ̀.kànzà (Sangha), b. kànjà

Diospyros bipendensis, iturensis, Ebénacée - a. è.bàngò, b. bābāngō

Diospyros canaliculata, Ebénacée - a. mbōló ~ mbólóá, b. mbōlōā

Diospyros crassiflora, Ebénacée - a. lɛ̀mbɛ́, b. lɛ̀mbɛ̄

Entandrophragma utile, Méliacée - a. dī.kɔ̄ī ~ gɔ̄ī, b. līkɔ̄ī

Eribroma oblongum, Sterculiacée - a. et b. ègbóyó

Funtumia elastica, Apocynacée - a. líndó, b. ndó

Garcinia punctata, smeathmannii, Clusiacée - a. ngámbɛ́, b. gámbɛ̄

Guarea cedrata, Méliacée - a. mbèɲá ~ è.mbèɲá, b. mbèɲā

Hexalobus crispiflorus, Annonacée - a. et b. pɔ̀tà

Irvingia excelsa, Irvingiacée - a. páyó, b. pāyō

Irvingia robur, Irvingiacée - a. bò.kɔ̀mbèlè, b. kɔ̀mbèlè

Irvingia smithii, Irvingiacée - a. mò.sɔ́mbɔ́–wá.máì, b. sɔ̄sɔ̄mbɔ̄

Lophira alata, Ochnacée - a. mò.kɔ̀lè, b. ngɔ̀kèlè

Maesopsis eminii, Rhamnacée - a. lɔ́ndɔ́, b. lɔ̄ndɔ̄

Mammea africana, Clusiacée - a.et b. bɔ̀tɔ̀

Manilkara letouzei, mabokeensis, Sapotacée - a. bò.ngènzà, b. mɔ̀ngènjà

Maranthes glabra, Chrysobalanacée - a. mò.kànzà, b. bɔ̀kànjà

Millettia sanagana, Fabacée - a. ngāndà, b. ngándā

Myrianthus arboreus, Moracée - a. ngàtá, b. ngàtā

Panda oleosa, Pandacée - a. bò.kánā, b. kānà

Penianthus longifolius, Ménispermacée - a. et b. sɔ̀mbɔ̀lɔ̀

Rinorea parviflora, oblongifolia, Violacée - a. èsánzà, b. sánjá.mbɔ̀ngɔ̀

Staudtia stipitata, Myristicacée - a. et b. màlàngà

Tabernaemontana crassa, Apocynacée - a. tɔ̀pólɔ̀pó, b. tɔ̀kōlɔ̀kō

Tridemostemon omphalocarpoides, Sapotacée - a. tɔ̀bángá, b. tuba

Compostylus mannii, Flacourtiacée -
a. azáŋgálé, b. yáŋgálé
Carapa procera, Méliacée -
a. yéŋá, b. ŋáŋé
Celtis mildbraedii, *zenkeri*, Ulmacée -
a. ŋgómbé, b. ŋgómbé
Croton oligandrus, Euphorbiacée -
a. ndáŋgó, b. ndáŋgó
Desplatsia dewevrei, Tiliacée -
a. azambálámbé, b. liŋgbá
Dialium guineense, *pachyphyllum*, Césalpiniacée - a. et b. ŋbásé
Dichrostachys cinerea, Mimosacée -
a. ngándé (Lobaye) ndíkíyá (Sangha), b. kánjá
Diospyros bipindensis, *hoyleana*, Ebénacée - a. ébáŋgó, b. bàbáŋgó
Diospyros canaliculata, Ebénacée -
a. mbólé = mbólá, b. mbólá
Diospyros crassiflora, Ebénacée -
a. lémbé, b. lémbé
Entandrophragma utile, Méliacée -
a. dikílí = ŋgó, b. líkúlí
Erythrina sphinosa, Sterculiacée -
a. et b. ŋgbáyá
Funtumia elastica, Apocynacée -
a. lúndó, b. ndó
Garcinia punctata, *smeathmannii*, Clusiacée - a. ŋgómbé, b. ŋgómbé
Guarea cedrata, Méliacée -
a. mbéŋá = ambéŋá, b. mbéŋá
Hexalobus crispiflorus, Annonacée -
a. et b. páka

Irvingia excelsa, Irvingiacée -
a. páyó, b. páyó
Irvingia robur, Irvingiacée -
a. kókóbálá, b. kókóbálá
Irvingia smithii, Irvingiacée -
a. mbámbé-mbálá, b. ábámbé
Lophira alata, Ochnacée -
a. mókólá, b. ŋgókólá
Macrolobium ...., Césalpiniacée -
a. lóndó, b. lóndó
Mammea africana, Clusiacée -
a. et b. ŋbúlé
Manilkara letouzei, *mabokeensis*, Sapotacée -
a. mbóŋgóló, b. mbóŋgóló
Maranthes glabra, Chrysobalanacée -
a. mókómbá, b. bókómbá
Millettia laurentii, Fabacée -
a. ŋgándé, b. ŋgándé
Myrianthus arboreus, Moracée -
a. ŋgáfé, b. ŋgáfé
Parkia bicolor, Fabacée -
a. mókóŋgó, b. kúŋgó
Pentaclethra macrophylla, Mimosacée -
a. et b. ambálá
Nauclea pobeguinii, *vanderguchtii*, Rubiacée -
a. bóndá, b. ....
Syzygium ...., Myrtacée -
a. et b. ....
Tetrapleura tetraptera, Mimosacée -
a. ...., b. ....
Vitellaria ...., Sapotacée - a. ....

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 367-368.

Series of revisions of *Apocynaceae* XXXII.
A new species of *Rauvolfia* from Gabon and Congo

A. J. M. Leeuwenberg

Summary : Description of a new species of *Rauvolfia* from Gabon and Congo : *R. letouzeyi* Leeuwenberg.

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Rauvolfia* du Gabon et du Congo : *R. letouzeyi* Leeuwenberg.

A. J. M. Leeuwenberg, Department of Plant Taxonomy, Agricultural University, Wageningen, Netherlands.

The genus *Rauvolfia* represented in almost all tropical countries comprises about 60 species, 7 of which are known from continental Africa. Four of them occur in West and Western Central Africa, the often big tree *R. caffra*, the mostly small forest understorey shrub, *R. mannii*, the well known medicinal bush-shrub or -tree *R. vomitoria* and the new species described below.

At least six African and most extra-Africa species of *Rauvolfia* are candelabrum-shaped shrubs or trees. They ramify umbellately and the number of rays of the umbels is the same as that of the supporting leaves. A ray of an umbel is a branchlet or an inflorescence. Therefore the umbels consist of 4-0 branches with 0-4 inflorescences when they have 4 leaves.

The new species discovered in Gabon and Congo is closely allied to *R. vomitoria* by the habit, leaves, inflorescences, fruits, and outside of flowers. The two species differ as follows :

Peduncle, branches and pedicels puberulous, at least in part; leaves herbaceous or subcoriaceous; tertiary venation reticulate; corolla inside without callous ring. Bush .... *R. vomitoria*

Peduncle, branches and pedicels glabrous; leaves coriaceous; tertiary venation inconspicuous; corolla inside with a callous ring. Forest understorey .... *R. letouzeyi*

Rauvolfia letouzeyi Leeuwenberg, *sp. nov.*

Frutex vel arbor parva foliis verticillatis laminis coriaceis plerumque anguste obovatis acuminatis vel apiculatis. Inflorescentia pedunculis ramis pedicellisque glaberrimis. Sepala viridia late ovoidea obtusa glabra. Corolla basi et fauce albida apice et lobis pallide viridis extus glabra intus annulo faucali basi pilis recurvatis profulto lobis curvatis obtusis. Stamina antheris ovatis mucronatis basi cordatis glabris. Ovarium carpellis duobus separatis disco annulari circumdatum. Fructus mericarpis separatis ellipsoideis lateraliter compressis.

Typus : *Le Testu 1842*, Gabon, Tchibanga, Mayombe Bayaka (holo-, P; iso-, BM, BR, E, GH, K, LISC, US).

Shrub or small tree 1-6 m high. Trunk 1-12 cm in diameter; bark dark brown or pale grey, rather smooth, lenticellate, without latex; wood yellowish. Branches lenticellate; branchlets subangular, glabrous. *Leaves* in whorls of 3-4, those of a whorl subequal or unequal and larger up to 3 × as long as smaller and smaller often comparatively wider, often long-petiolate, with short colleters in the axils; petiole glabrous, 3-30 mm long; blade coriaceous, also when fresh, narrowly obovate or less often narrowly elliptic, 2-4 × as long as wide, 5-20 × 2-7 cm (in small leaves of a whorl from 3 × 1 cm), acuminate or apiculate at the apex and mostly with a blunt point, decurrent into the petiole, entire, glabrous on both sides, in larger leaves with 10-15 pairs of secondary veins; tertiary venation inconspicuous. *Inflorescence* lax, mostly many-flowered, 4-16 × 3-10 cm; peduncle 24-80 mm long, glabrous as branches; pedicels 2-9 mm long, glabrous. *Flowers* slightly zygomorphic, especially by the ventrally compressed corolla tube. *Sepals* pale to dark green, imbricate, connate at the base for 0.3-0.6 of their length (0.5-1.5 mm), broadly ovate, 1-1.3 × as long as wide, 1.5-2.5 × 1.5-2 mm, obtuse, entire, glabrous on both sides, not ciliate, without colleters. *Corolla* pale green, whitish at the base and in the throat, glabrous outside, inside with a callous ring in the throat which is pilose at the base with recurved hairs, and also with a 1-2 mm wide pilose belt below the anthers; tube almost cylindrical, 4-5.5 × as long as the calyx, 5-6 × as long as the lobes, 8-10 mm long, at the base 1.5-2.5 mm, mostly narrowed above and 1.5-2 mm, widened around the anthers and 2-3 mm wide, slightly ventrally compressed at the narrow part; lobes obliquely curved-oblong to almost transversely ovate, 1.2-1.5 × as wide as long, 1-2 × 2-3 mm, with apex at the right side and curved towards the flower centre, obtuse. *Stamens* inserted 0.75-0.8 of the tube length from the base of the corolla (at 6-8 mm), 1 mm included; filaments about 0.5 mm long, curved towards the pistil, glabrous; anthers ovate, 0.9-1.2 × 0.5-0.6 mm, mucronate at the for 0.1 mm sterile apex, cordate at the base, glabrous. *Pistil* with apex near or just below anther bases, 6-7 mm long, glabrous; ovary ovoid or nearly so, 1.5-2 × 1 × 1 mm, of two separate carpels; disk annular, about half as high as ovary, 0.8-1 mm high, entire. *Fruit* orange or yellow, of two separate mericarps; mericarps obliquely ellipsoid, 10-14 × 7-10 × 6-9 mm, laterally compressed, rounded at both ends.

DISTRIBUTION : Gabon and Congo.

ECOLOGY : Old secondary forest, in understorey, but not in bushy vegetations. Alt. 0-700 m.

PARATYPES : GABON : Estuaire : between Libreville and Cap Esterias, *Leeuwenberg 11373* (WAG), *12489* (WAG), *12492* (WAG); *ibid., A. M. Louis 16* (WAG), *845* (WAG); *ibid., Reitsma 3183* (WAG); 17 km E of Libreville, S of Bikelé, *A. M. Louis et al. 1192* (WAG). Ngounié : Haut Ngounié, *Le Testu 5731* (BM, BR, LISC, P); Bioughou, *Le Testu 2277* (BM, BR, E, LISC, P); SE of Sindara, *Leeuwenberg & Persoon 13629* (WAG); about 32 km SE of Sindara, Waka R. basin, *A. M. Louis et al. 1247* (WAG); between Mouila and Yeno, *Breteler et al. 7785* (WAG); Etéké, *N. Hallé & G. Cours 5887* (P); km 18 Mimongo-Koulamoutou Road, *J. J. de Wilde et al. 515/83* (WAG). Nyanga : Doudou Mts, 53 km SW of Doussala, *J. J. de Wilde et al. 8962* (WAG); Chaillu Mts, near Moyanama Mission, *J. J. de Wilde et al. 349/83* (WAG); about 35 km SW of Ndendé, along Ndendé-Tchibanga Road, *A. M. Louis et al. 1152* (WAG); about km 45 of same road, *A. M. Louis et al. 1179* (WAG). — CONGO : Niari : Mts Kouboula, *Sita 3633* (BR); near Dimonila, *Cusset 772* (P, WAG).

The new species is dedicated to Dr. René LETOUZEY, botanist and explorer of Cameroun, who substantially contributed to our knowledge of the African flora.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 369-382.

Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXVI.

J. Bosser

Résumé : Identité de *Angraecum teretifolium* Ridley et de *A. linearifolium* Garay. Description de deux espèces nouvelles d'*Angraecum* et d'une espèce nouvelle de *Bulbophyllum* de Madagascar. Deux synonymies nouvelles dans le genre *Angraecum*. Une rectification à propos du basionyme de *Oeonia brauniana* Wendl. & Kraenzl. var. *sarcanthoides* (Schltr.) Bosser.

Summary : What are *Angraecum teretifolium* Ridley and *A. linearifolium* Garay? Two new species of *Angraecum* and a new species of *Bulbophyllum* from Madagascar. Two new synonyms in the genus *Angraecum*. A correction about the basionym of *Oeonia brauniana* Wendl. & Kraenzl. var. *sarcanthoides* (Schltr.) Bosser.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

A. SUR L'IDENTITÉ DE ANGRAECUM TERETIFOLIUM RIDLEY ET DE A. LINEARIFOLIUM GARAY.

Quand il décrivit *Angraecum teretifolium*, espèce à feuilles linéaires cylindriques, Ridley basa sa description sur 2 échantillons de Deans Cowan récoltés à Ankafana, l'un fleuri et à tige courte, à feuilles rapprochées au sommet, l'autre en fruits, à tige allongée et à feuilles réparties le long de la tige. Perrier de la Bâthie, dans la Flore de Madagascar, Orchidées, t. II :198 (1941), dit n'avoir pas vu le type de Deans Cowan et ne rapporte à cette espèce qu'un seul échantillon, *Decary 7091*, qui correspond par le port à l'échantillon en fruits de Deans Cowan, et il note que cet échantillon paraît « différer du type par les divisions du périanthe deux fois plus grandes ». Par la suite, plusieurs échantillons semblables à *Decary 7091* furent nommés ainsi par lui.

Le matériel dont nous disposons actuellement est un peu plus abondant et il apparaît, à l'évidence, hétérogène. Il existe en fait deux sortes de fleurs nettement différentes, l'une à labelle ovale, aigu ou atténué-aigu au sommet, un peu concave à la base et sans carène médiane sur le dessus et à sépales et pétales lancéolés-aigus, l'autre à labelle très concave, ± longuement acuminé au sommet, muni d'une carène médiane basale nettement marquée, et à sépales et pétales ± longuement acuminés. La première correspond à l'échantillon de Deans Cowan que nous choisissons comme lectotype de *A. teretifolium*, la seconde correspond à un lot de plantes se rattachant à l'échantillon en fruits de Deans Cowan, qui est en fait une autre

espèce. Mais ce lot est lui aussi hétérogène du point de vue de l'aspect végétatif. On trouve des plantes à entre-nœuds courts, à gaines foliaires imbriquées, les feuilles étant groupées au sommet des tiges, ressemblant ainsi à *A. teretifolium*, et des plantes à entre-nœuds longs, gaines foliaires non imbriquées, les feuilles étant échelonnées le long des tiges. En examinant certains échantillons de ces dernières plantes, on peut voir que les jeunes pousses sont à entre-nœuds courts et à gaines imbriquées (*d'Alleizette 883 M, Bosser 18964, Leandri 1512*). Ce n'est qu'après une certaine croissance que les entre-nœuds s'allongent, donnant un aspect très différent à la plante. On peut émettre l'hypothèse que dans certaines conditions de milieu les jeunes pousses à entre-nœuds courts et gaines imbriquées continuent à s'allonger et fleurissent et que dans d'autres conditions, qu'il n'est pas possible de définir actuellement, ces pousses modifient rapidement leur croissance, donnant des rameaux à entre-nœuds longs et à feuilles espacées. La fleur, bien qu'ayant toujours les mêmes caractères, présente cependant une certaine variation quant à la longueur des acumens des pièces florales. A la limite, l'acumen est à peine marqué, mais le labelle est toujours très concave, avec une carène basale développée. Quoiqu'il en soit, en l'état actuel des connaissances, il paraît préférable de grouper ce matériel dans une même espèce.

Jusqu'en 1955, aucun nom n'existait pour la désigner. A cette date, dans son travail sur les « Orchidées du massif du Marojejy et de ses avants-monts » (Mém. Inst. Sc. Madag., sér. B, 6 : 268, 1955) Perrier de la Bâthie décrivit *Angraecum palmiforme* sur un échantillon à entre-nœuds courts et feuilles groupées au sommet des tiges. Il ne fit aucun rapprochement avec *A. teretifolium*. Ce nom était malencontreusement choisi puisqu'il existait déjà un *A. palmiforme* Thouars de La Réunion, aussi Garay proposait-il le nom de *A. linearifolium* pour cette espèce (Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ. 23 (4) : 160, 1972).

Les 2 espèces se distinguent comme suit :

A. teretifolium	*A. linearifolium*
Sépales, pétales et labelles généralement ± longuement acuminés, ou, si non acuminés, labelle comme suit :	Sépales, pétales et labelles aigus, non acuminés.
Labelle très concave et muni d'une carène médiane à la base.	Labelle non ou peu concave, sans carène médiane.
Anthère tronquée et un peu émarginée à l'avant.	Anthère apiculée à l'avant.

L'échantillon *Decary 7091* et tous les échantillons appelés par la suite *A. teretifolium* par Perrier de la Bâthie sont à rattacher à *A. linearifolium*. Cette confusion s'est prolongée (cf. F. E. Hillerman & A. W. Holst, An Introduction to the Cultivated Angraecoid Orchids of Madagascar : 100-101, Pl. 8, 1986) d'autant plus facilement que le véritable *A. teretifolium* est une espèce rare qui n'a été que peu de fois récoltée. En fait, Perrier de la Bâthie n'en avait jamais vu d'échantillon. Une description plus précise des 2 espèces est nécessaire.

Angraecum teretifolium Ridley. — Fig. 1.

Journ. Linn. Soc. Bot. 21 : 484 (1885).

Herbe épiphyte à tiges ± pendantes, longues de 3,5-30 cm et de 3-3,5 mm de diamètre (avec les gaines foliaires). Feuilles (3-) 5-10, groupées au sommet des tiges. Entre-nœuds courts

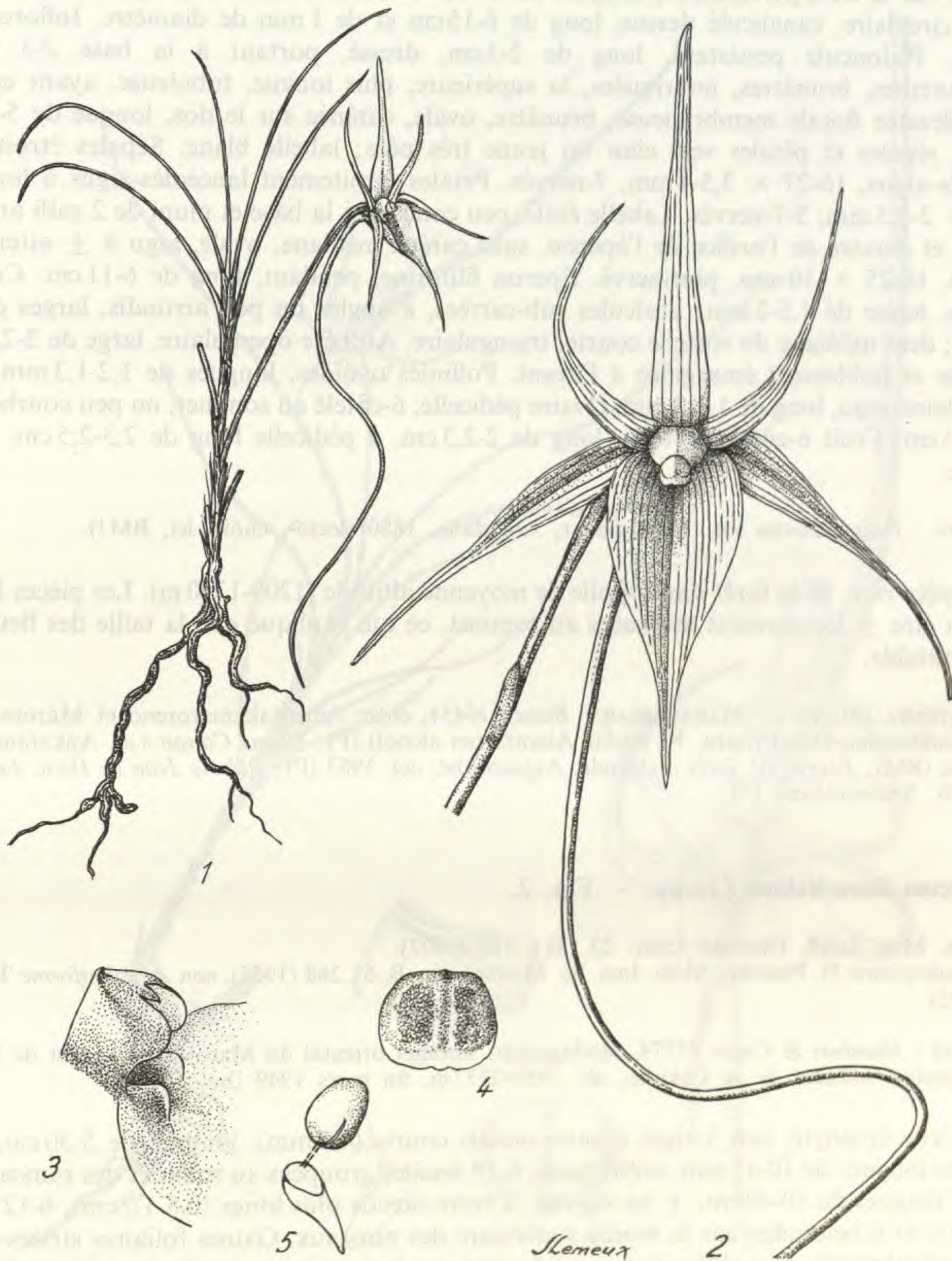


Fig. 1. — **Angraecum teretifolium** : **1**, plante fleurie × 2/3; **2**, fleur × 3; **3**, colonne et base du labelle × 8; **4**, anthère × 7; **5**, pollinaire × 10. (1, *Peyrot 29*; 2-5, *Bosser 16454*, en alcool, P).

(5-8 mm). Gaines foliaires imbriquées, striées-nervées, non ridées transversalement, un peu carénées sur le dos, persistantes, longues de 10-15 mm ; limbe filiforme, aigu au sommet, de section circulaire, canaliculé dessus, long de 6-15 cm et de 1 mm de diamètre. Inflorescence uniflore. Pédoncule persistant, long de 2-3 cm, dressé, portant à la base 2-3 gaines membraneuses, brunâtres, imbriquées, la supérieure, plus longue, tubuleuse, ayant environ 5 mm. Bractée florale membraneuse, brunâtre, ovale, carénée sur le dos, longue de 5-7 mm. Fleur à sépales et pétales vert clair ou jaune très pâle ; labelle blanc. Sépales étroitement lancéolés-aigus, 16-27 × 3,5-4 mm, 7-nervés. Pétales étroitement lancéolés-aigus à linéaires, 14-23 × 2-2,5 mm, 5-7-nervés. Labelle étalé, peu concave à la base et muni de 2 calli arrondis de part et d'autre de l'orifice de l'éperon, sans carène médiane, ovale, aigu à ± atténué au sommet, 16-25 × 10 mm, plurinervé. Eperon filiforme, pendant, long de 6-11 cm. Colonne charnue, haute de 1,5-2 mm ; auricules sub-carrées, à angles un peu arrondis, larges de 1,2-1,5 mm ; dent médiane du rostelle courte, triangulaire. Anthère operculaire, large de 2-2,5 mm, tronquée et faiblement émarginée à l'avant. Pollinies ovoïdes, longues de 1,2-1,3 mm ; stipe triangulaire, aigu, long de 1-1,3 mm. Ovaire pédicellé, 6-côtelé au sommet, un peu courbé, long de 2,5-3 cm. Fruit 6-côtelé, ovoïde, long de 2-2,3 cm, à pédicelle long de 2,3-2,5 cm, rigide, robuste.

TYPE : *Deans Cowan s.n.*, Madagascar, Ankafana, 1880 (lecto-, choisi ici, BM !).

Espèce rare, de la forêt ombrophile de moyenne altitude (1200-1300 m). Les pièces florales peuvent être ± longuement atténuées au sommet, ce qui explique que la taille des fleurs soit assez variable.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 16454*, entre Ampatakamaroreno et Marotandrano, route Andilamena-Mandritsara, N. du lac Alaotra (en alcool) (P) ; *Deans Cowan s.n.*, Ankafana, 1880, lectotype (BM) ; *Peyrot 29*, forêt d'altitude, Anjozorobe, oct. 1963 (P) ; *Rakoto Jean de Dieu, Jard. Bot. Tan. 346*, Ambatoloana (P).

Angraecum linearifolium Garay. — Fig. 2.

Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ. 23 (4) : 160 (1972).
— *A. palmiforme* H. PERRIER, Mém. Inst. Sc. Madag., sér. B, 6 : 268 (1955), *non A. palmiforme* THOUARS (1822).

TYPE : *Humbert & Cours 23774*, Madagascar, sommet oriental du Marojejy, à l'ouest de la haute Manantenina, affluent de la Lokoho, alt. 1850-2137 m, fin mars 1949 (holo-, P !).

Herbe épiphyte, soit à tiges à entre-nœuds courts (4-5 mm), longues de 5-30 cm, gaines foliaires longues de 10-15 mm, imbriquées, 6-10 feuilles groupées au sommet des rameaux, soit à tiges longues de 10-40 cm, ± en zig-zag, à entre-nœuds plus longs (0,8-1,2 cm), 6-12 feuilles distantes et échelonnées sur la moitié supérieure des rameaux. Gaines foliaires striées-nervées longitudinalement, non ridées transversalement, un peu carénées sur le dos ; limbe filiforme, parfois un peu courbé, canaliculé dessus, long de 5-11 cm, de section circulaire, de 0,6-0,9 mm de diamètre sur le sec (1-1,2 mm sur le frais). Inflorescence uniflore. Pédoncule grêle, perçant la base de la gaine foliaire, long de 2-6 cm et de 0,3-0,4 mm de diamètre, ayant à sa base 3-4

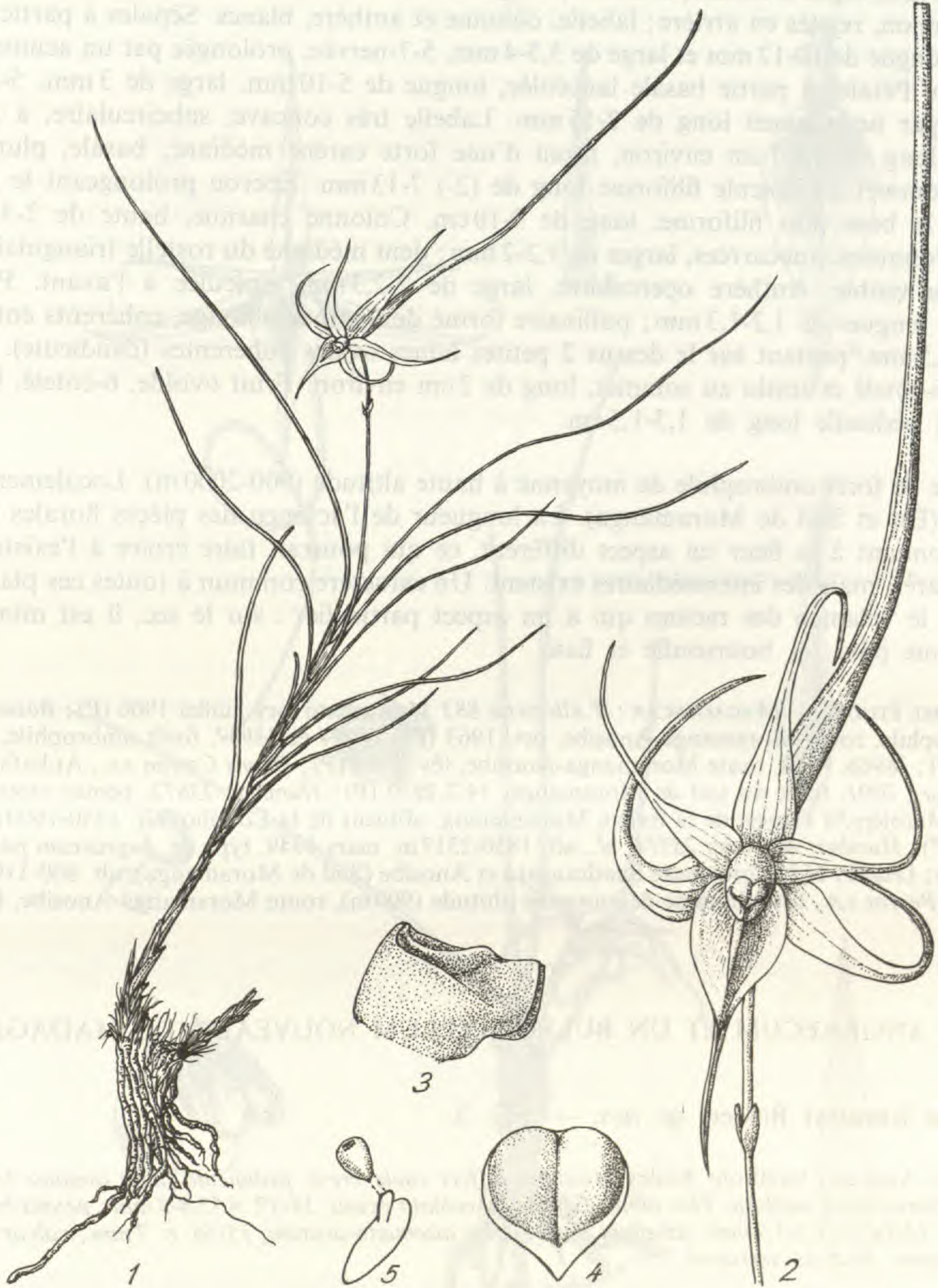


Fig. 2. — **Angraecum linearifolium** : **1**, plante fleurie × 1 ; **2**, fleur × 3 ; **3**, colonne × 9 ; **4**, anthère × 8 ; **5**, pollinaire × 10. (1, *Bosser s.n.*, P ; 2-5, *Bosser 18964* (et photo), P).

gaines membraneuses, tubuleuses, la supérieure, plus longue, ayant 2-2,5 mm. Bractée florale largement ovale, aiguë à obtuse, brunâtre, longue de 1,5-3 mm. Fleur à sépales et pétales rosés ou rose saumon, rejetés en arrière; labelle, colonne et anthère, blancs. Sépales à partie basale lancéolée, longue de 10-12 mm et large de 3,5-4 mm, 5-7-nervée, prolongée par un acumen long de 5-25 mm. Pétales à partie basale lancéolée, longue de 5-10 mm, large de 3 mm, 5-nervée, prolongée par un acumen long de 2-15 mm. Labelle très concave, subcirculaire, à marges arrondies, long de 0,8-1 cm environ, muni d'une forte carène médiane, basale, plurinervé, ayant au sommet un apicule filiforme long de (2-) 7-13 mm. Eperon prolongeant le labelle, conique à la base puis filiforme, long de 9-10 cm. Colonne charnue, haute de 2-3 mm, à auricules tronquées, subcarrées, larges de 1,2-2 mm; dent médiane du rostelle triangulaire, très courte, peu visible. Anthère operculaire, large de 2-2,3 mm, apiculée à l'avant. Pollinies obovoïdes, longues de 1,2-1,3 mm; pollinaire formé de 2 stipes oblongs, cohérents entre eux, longs de 1,5 mm, portant sur le dessus 2 petites lames ovales cohérentes (caudicule). Ovaire pédicellé, 6-côtelé et tordu au sommet, long de 2 cm environ. Fruit ovoïde, 6-côtelé, long de 1,7-1,8 cm; pédicelle long de 1,3-1,5 cm.

Espèce de forêt ombrophile de moyenne à haute altitude (900-2000 m). Localement assez commune (Est et Sud de Moramanga). La longueur de l'acumen des pièces florales est très variable donnant à la fleur un aspect différent, ce qui pourrait faire croire à l'existence de taxons séparés, mais des intermédiaires existent. Un caractère commun à toutes ces plantes est donné par le vélamen des racines qui a un aspect particulier : sur le sec, il est mince, très fragile, jaune pâle, ± boursouflé et lisse.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *d'Alleizette 883 M*, Ambatovory, juillet 1906 (P); *Bosser 17260*, forêt ombrophile, route Moramanga-Anosibe, oct. 1963 (P); *18964* et *18967*, forêt ombrophile, Périnet, fév. 1964 (P); *18966*, forêt, route Moramanga-Anosibe, fév. 1964 (P); *Deans Cowan s.n.*, Ankafana, 1880 (BM); *Decary 7091*, forêt du sud de Moramanga, 14.2.1930 (P); *Humbert 23672*, pentes orientales du massif du Marojejy, à l'Ouest de la rivière Manantenina, affluent de la Lokoho, alt. 1550-1600 m, 15-25 déc. 1948 (P); *Humbert & Cours 23774, id.*, alt. 1850-2317 m, mars 1949, type de *Angraecum palmiforme* H. Perr. (P); *Leandri 1512*, forêt entre Sandrangato et Anosibe (Sud de Moramanga), alt. 800-1100 m, 3-7 nov. 1952; *Peyrot s.n.*, forêt humide de moyenne altitude (900 m), route Moramanga-Anosibe, fév. 1963 (P).

B. DEUX ANGRAECUM ET UN BULBOPHYLLUM NOUVEAUX DE MADAGASCAR.

Angraecum letouzeyi Bosser, *sp. nov.* — Fig. 3.

Species Angraeci teretifolii Ridley *proxima, differt caule brevi, pedunculo brevi omnino 3-4 vaginis occulto. Inflorescentia uniflora. Flos albus. Sepala lanceolata acuta, 14-17 × 2,8-3 mm; petala breviora et angustiora, 13-14 × 1,5-1,7 mm; labellum ovale, apice attenuato-acutum, 15-16 × 7 mm; calcar filiforme, 6-7 cm longum. Radices verrucosi.*

TYPE : *Bosser 18425*, Madagascar, Sandrangato, route Moramanga-Anosibe, oct. 1963 (holo-, P!).

Herbe épiphyte glabre, à racines verruqueuses sur le frais. Tige courte, longue de 1,5-2,5 cm, entièrement couverte par les gaines foliaires étroitement imbriquées, noirâtres, ridées

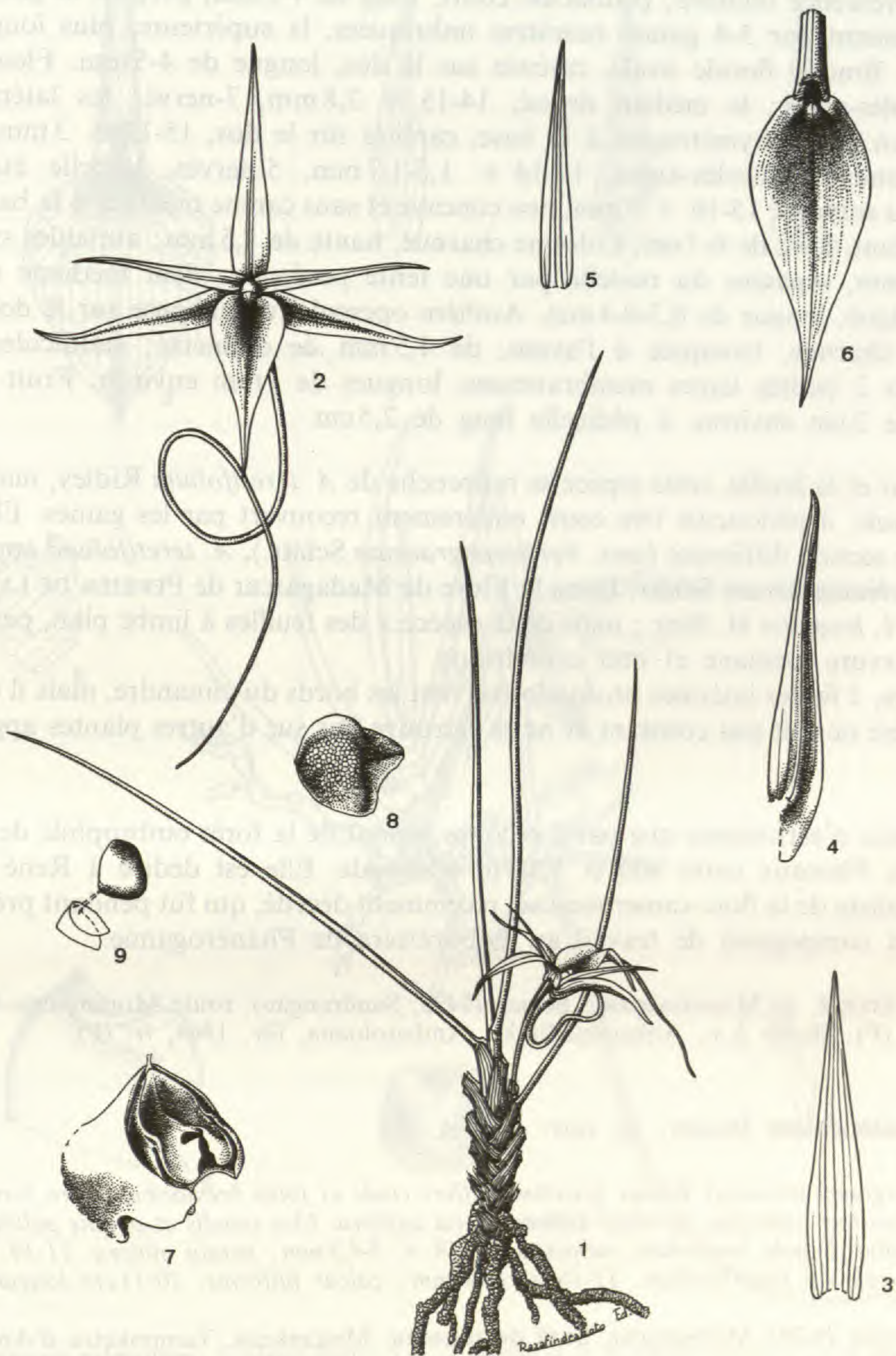


Fig. 3. — **Angraecum letouzeyi** : **1**, plante fleurie × 2/3 ; **2**, fleur × 2 ; **3**, sépale médian × 2,5 ; **4**, sépale latéral × 2,5 ; **5**, pétale × 2,5 ; **6**, labelle × 2,5 ; **7**, colonne × 7 ; **8**, anthère × 7 ; **9**, pollinaire × 5. (*Bosser 18425*, P).

transversalement, longues de 8-10 mm. Feuilles 4-5, au sommet de la tige, dressées; limbe filiforme, cylindrique, canaliculé dessus, aigu au sommet, long de 6-10 cm et de 1-1,2 mm de diamètre. Inflorescence uniflore; pédoncule court, long de 4-5 mm, perçant la gaine foliaire, couvert entièrement par 3-4 gaines noirâtres imbriquées, la supérieure, plus longue, ayant environ 5 mm. Bractée florale ovale, carénée sur le dos, longue de 4-5 mm. Fleur blanche. Sépales lancéolés-aigus; le médian dressé, 14-15 × 2,8 mm, 7-nervé; les latéraux étalés latéralement, un peu dissymétriques à la base, carénés sur le dos, 15-17 × 3 mm, 7-nervés. Pétales étroitement lancéolés-aigus, 13-14 × 1,5-1,7 mm, 5-nervés. Labelle étalé, ovale, atténué-aigu au sommet, 15-16 × 7 mm, peu concave et sans carène médiane à la base. Eperon filiforme, pendant, long de 6-7 cm. Colonne charnue, haute de 1,5 mm; auricules sub-carrées, larges de 1,5 mm, séparées du rostelle par une fente profonde; dent médiane du rostelle triangulaire, aiguë, longue de 0,3-0,4 mm. Anthère operculaire, gibbeuse sur le dos et munie d'une carène charnue, tronquée à l'avant, de 1,5 mm de diamètre; caudicules et stipes représentés par 2 petites lames membraneuses, longues de 1 mm environ. Fruit ovoïde, 6-côtelé, long de 2 cm environ, à pédicelle long de 2,5 cm.

Par la fleur et la feuille, cette espèce se rapproche de *A. teretifolium* Ridley, mais c'est une plante sub-acaule, à pédoncule très court entièrement recouvert par les gaines. Elle se place donc dans une section différente (sect. *Perrierangraecum* Schltr.), *A. teretifolium* appartenant à la section *Arachnangraecum* Schltr. Dans la Flore de Madagascar de PERRIER DE LA BÂTHIE, la clé conduit à *A. lecomtei* H. Perr.; mais cette espèce a des feuilles à limbe plan, parfois plié le long de la nervure médiane et non cylindrique.

Sur le type, 2 fentes latérales profondes suivent les bords du clinandre, mais il est possible que ce caractère ne soit pas constant et ne se retrouve pas sur d'autres plantes appartenant à l'espèce.

Cette espèce n'est connue que par 2 récoltes venant de la forêt ombrophile de la bordure Est des Hauts Plateaux entre 900 et 1200 m d'altitude. Elle est dédiée à René LETOUZEY, éminent spécialiste de la flore camerounaise, récemment décédé, qui fut pendant près de 25 ans mon voisin et compagnon de travail au Laboratoire de Phanérogamie.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 18425*, Sandrangato, route Moramanga-Anosibe, oct. 1963, fl., type (P); *Bosser s.n.*, Ankeramadinika, Ambatoloana, fév. 1964, fr. (P).

Angraecum palmicolum Bosser, *sp. nov.* — Fig. 4.

Species Angraeci letouzeyi Bosser *proxima, differt caule et foliis brevioribus, flore forma differenti, calcaribus longioribus, radicibus laevibus. Inflorescentia uniflora. Flos sepalis et petalis pallide aurantiaco-flavis, labello albo. Sepala lanceolata, subacuta, 12-18 × 3-4,5 mm; petala minora, 11-14 × 2,5-3 mm; labellum late ovale ad suborbiculare, 11-16 × 8-10 mm; calcar filiforme, 10-11 cm longum.*

TYPE : *Bosser 16240*, Madagascar, bord de ruisseau, Manankaza, Tampoketsa d'Ankazobe, sept. 1962 (holo-, P!).

Petite herbe glabre, épiphyte, sub-acaule, haute de 4-5 cm. Tige courte, longue de 0,5-0,6 cm, couverte par les gaines foliaires imbriquées. Feuilles 3-6, dressées, disposées ± en

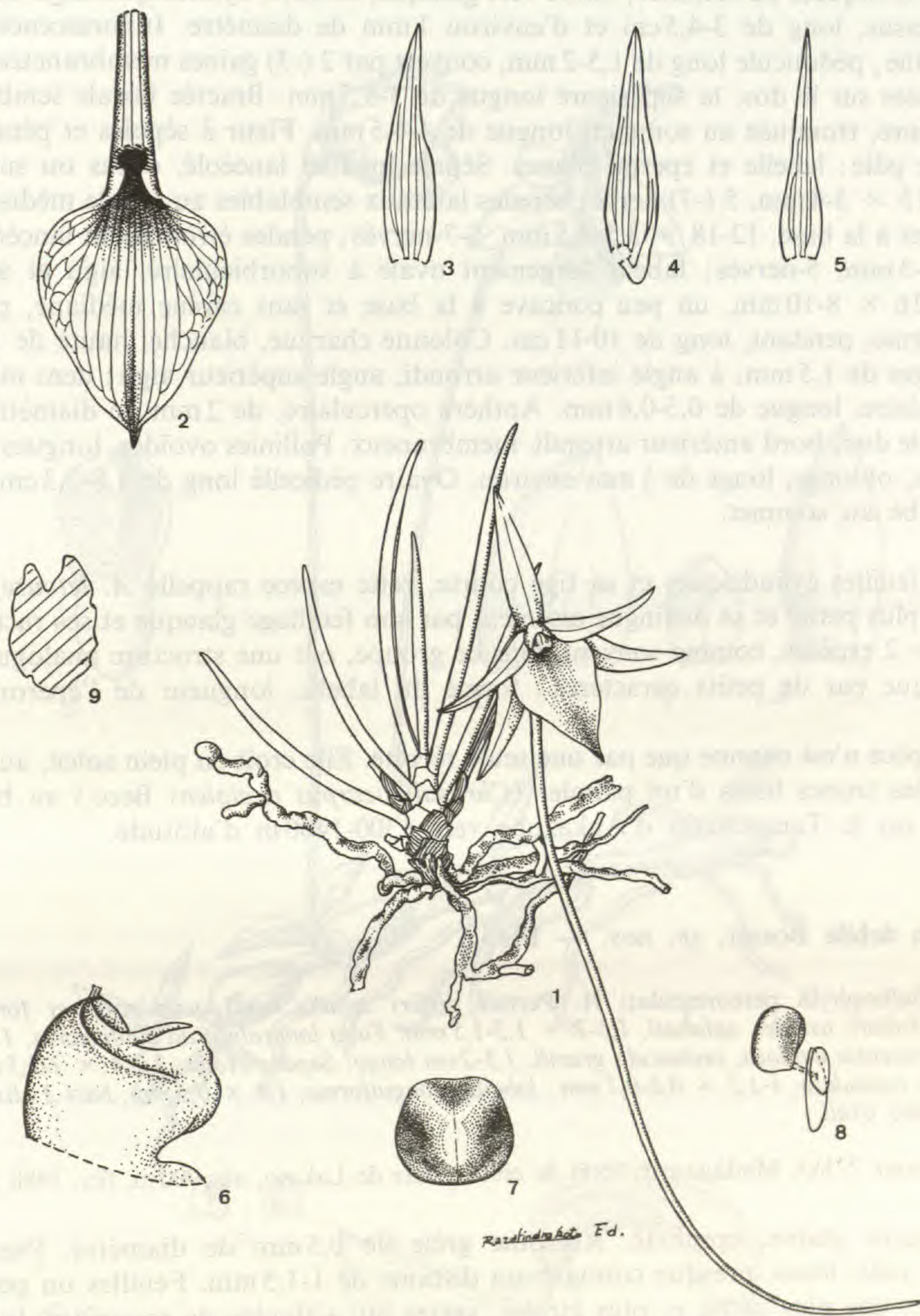


Fig. 4. — **Angraecum palmicolum** : **1**, plante fleurie × 1 ; **2**, labelle × 3 ; **3**, sépale médian × 2 ; **4**, sépale latéral × 2 ; **5**, pétale × 2 ; **6**, colonne × 10 ; **7**, anthère, vue du dessus × 7 ; **8**, pollinaire × 8 ; **9**, coupe transversale d'une feuille × 12. (*Bosser 16240*, P).

éventail; gaines longues de 2,5-5 mm, ± ridées transversalement, un peu comprimées latéralement, tronquées au sommet; limbe vert glauque, linéaire, cylindrique, aigu au sommet, canaliculé dessus, long de 3-4,5 cm et d'environ 1 mm de diamètre. Inflorescence uniflore, perçant la gaine; pédoncule long de 1,5-2 mm, couvert par 2 (-3) gaines membraneuses, ovales-aiguës, carénées sur le dos, la supérieure longue de 3-3,5 mm. Bractée florale semblable à la gaine supérieure, tronquée au sommet, longue de 4-4,5 mm. Fleur à sépales et pétales étalés, jaune orangé pâle; labelle et éperon blancs. Sépale médian lancéolé, obtus ou sub-aigu au sommet, 12-15 × 3-4 mm, 5 (-7)-nervé; sépales latéraux semblables au sépale médian, un peu dissymétriques à la base, 12-18 × 3,5-4,5 mm, 5-7-nervés; pétales étroitement lancéolés-aigus, 11-14 × 2,5-3 mm, 5-nervés; labelle largement ovale à suborbiculaire, aigu et apiculé au sommet, 11-16 × 8-10 mm, un peu concave à la base et sans carène médiane, plurinervé. Eperon filiforme, pendant, long de 10-11 cm. Colonne charnue, blanche, haute de 1,5-2 mm; auricules larges de 1,5 mm, à angle inférieur arrondi, angle supérieur aigu; dent médiane du rostelle aciculaire, longue de 0,5-0,6 mm. Anthère operculaire, de 2 mm de diamètre, un peu gibbeuse sur le dos; bord antérieur arrondi, membraneux. Pollinies ovoïdes, longues de 1 mm; stipes séparés, oblongs, longs de 1 mm environ. Ovaire pédicellé long de 1,8-2,3 cm, 6-côtelé, un peu courbé au sommet.

Par ses feuilles cylindriques et sa tige courte, cette espèce rappelle *A. letouzeyi* Bosser, mais elle est plus petite et se distingue aisément par son feuillage glauque et ses racines lisses. Les fleurs des 2 espèces, comme souvent dans ce groupe, ont une structure analogue et ne se distinguent que par de petits caractères : forme du labelle, longueur de l'éperon.

Cette espèce n'est connue que par une seule récolte. Elle croît en plein soleil, au milieu de lichens, sur les troncs lisses d'un palmier (*Chrysalidocarpus decipiens* Becc.) au bord de la Manankazo sur le Tampoketsa d'Ankazobe vers 1300-1400 m d'altitude.

Bulbophyllum debile Bosser, *sp. nov.* — Fig. 5.

Species Bulbophylli percorniculati H. Perrier *differt sepalis haud acuminatis et forma labelli. Pseudobulbi bifoliati, ovoidei, aplanati, 1,5-2 × 1,2-1,5 mm. Folia lanceolata ad sublinearia, 1,5-3 × 0,4-0,6 mm. Inflorescentia uniflora, pedunculo gracili, 1,5-2 cm longo. Sepala ovalia, 2-2,4 × 1-1,5 mm; petala obovalia, apice rotundata, 1-1,2 × 0,6-0,7 mm; labellum linguiforme, 1,5 × 0,5 mm, basi 2 alis lateralibus et callo mediano ovali.*

TYPE : *Bosser 22583*, Madagascar, forêt de crête, route de Lakato, alt. 900 m, fév. 1980 (holo-, P!).

Petite herbe glabre, épiphyte. Rhizome grêle de 0,5 mm de diamètre. Pseudobulbes bifoliés, vert pâle, lisses, presque contigus ou distants de 1-1,5 mm. Feuilles un peu inégales dans la paire, une plus petite et plus étroite, vertes ou ± lavées de rougeâtre, lancéolées à sublinéaires, aiguës au sommet et rétrécies à la base, à marges entières, un peu épaissies. Inflorescence uniflore, haute de 1,5-2 cm; pédoncule grêle, un peu courbé au sommet, de 0,12-0,15 mm de diamètre, ayant à sa base 2-3 bractées tubuleuses, imbriquées, finement membraneuses, brunâtres et, au-dessus, 1-2 bractées caulinaires longues de 1,5 mm environ. Bractée florale brune, enveloppant l'ovaire, finement membraneuse. Sépales et pétales

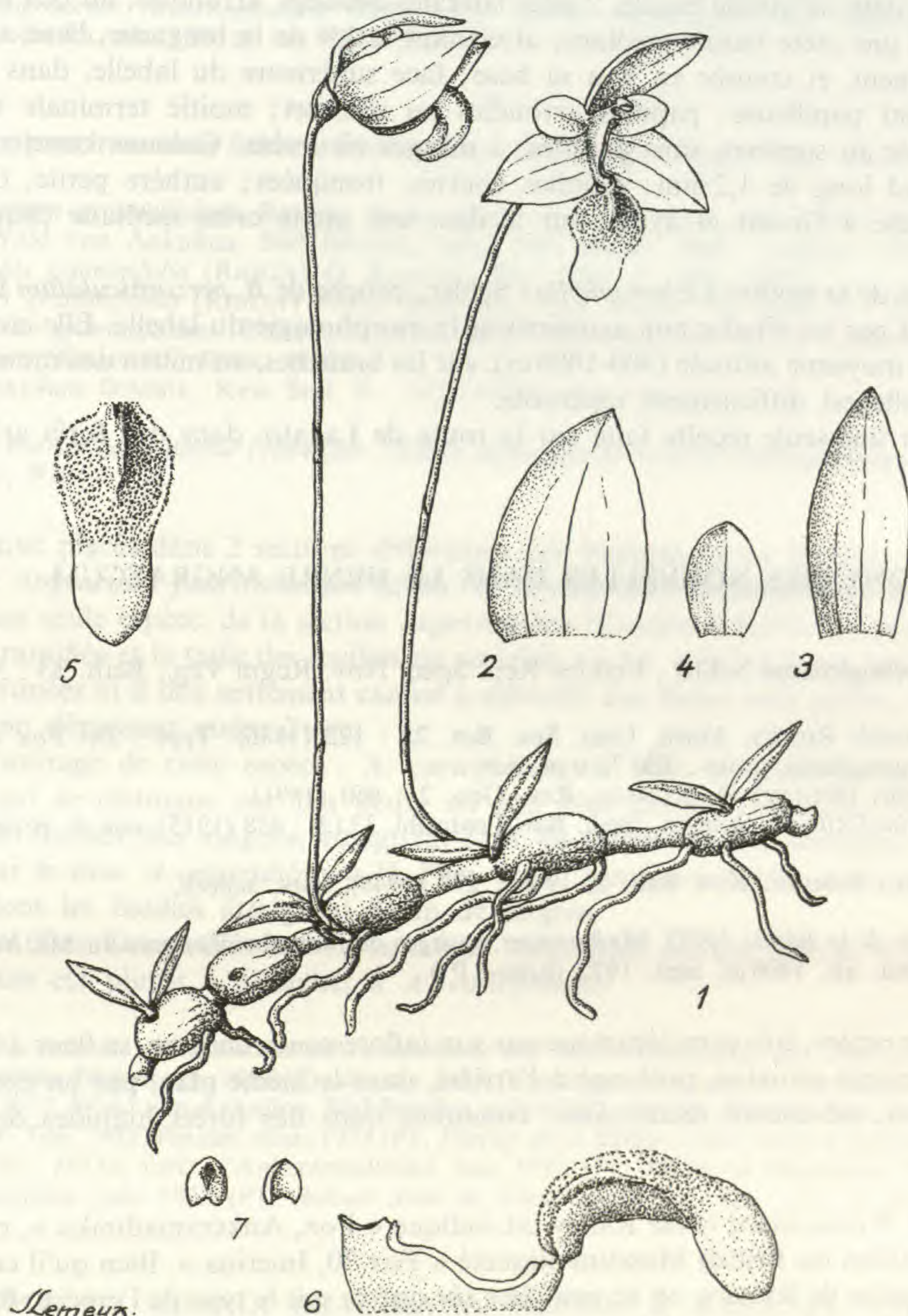


Fig. 5. — **Bulbophyllum debile** : **1**, rameau fleuri (une fleur les sépales écartés) × 9 ; **2**, sépale latéral × 13 ; **3**, sépale médian × 13 ; **4**, pétale × 13 ; **5**, labelle vu du dessus × 18 ; **6**, colonne et labelle, profil × 18 ; **7**, anthère, vue du dessous et du dessus × 10. (*Bosser 22583*, P).

blanchâtres, ayant dans leur tissu, de petits cristaux blancs, brillants (présents aussi dans les bractées, les gaines et, dans les limbes foliaires, surtout vers les marges) ; labelle jaune. Sépales trinervés, obliquement dressés, les latéraux plus larges. Pétales uninervés. Labelle linguiforme, courbé, portant, dans sa moitié basale, 2 ailes latérales dressées, arrondies, un peu papilleuses sur les bords, et une crête basale médiane, atteignant le 1/4 de la longueur, lisse, terminée à l'avant brusquement, et creusée en V à sa base ; face supérieure du labelle, dans sa moitié basale, densément papilleuse ; papilles arrondies au sommet ; moitié terminale du labelle charnue, arrondie au sommet, sans papilles, à marges récurvées. Colonne courte, haute de 0,3 mm et à pied long de 1,2 mm ; stélidies courtes, tronquées ; anthère petite, 0,3 mm de diamètre, arrondie à l'avant et ayant, sur le dos, une petite crête médiane charnue.

Petite espèce de la section *Lichenophyllax* Schltr., proche de *B. percorniculatum* H. Perrier, mais en différant par les sépales non acuminés et la morphologie du labelle. Elle croît dans la forêt humide de moyenne altitude (900-1000 m), sur les branches, au milieu des mousses et des hépatiques où elle est difficilement repérable.

Connue par une seule récolte faite sur la route de Lakato, dans une forêt arbustive de crête.

C. DEUX SYNONYMIES NOUVELLES DANS LE GENRE ANGRAECUM.

Angraecum rhynchoglossum Schltr., Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 339 (1925).

— *Mystacidium viride* RIDLEY, Journ. Linn. Soc. Bot. 22 : 122 (1886). Type : *Dr. Fox s.n.*, Madagascar, Ankeramadinika (holo-, BM ?), *syn. nov.*
— *Epidorchis viridis* (RIDLEY) O. KUNTZE, Rev. Gen. 2 : 660 (1891).
— *Angraecum viride* (RIDLEY) SCHLTR., Beih. Bot. Centralbl. 33 (2) : 438 (1915), *non A. viride* KRAENZL. (1914).
— *Angraecum foxii* SUMMH., Kew Bull. 2, 1948 : 278 (1948), *nom. superfl.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 14973*, Madagascar, vestiges de forêts brûlées près du Mt. Vohitrilongo, au N. de l'Imerina, alt. 1400 m, sept. 1922 (holo-, P !).

Cette petite espèce, très caractéristique par son inflorescence uniflore, sa fleur à labelle très concave, longuement acuminé, prolongé à l'arrière, dans le même plan, par un éperon droit, long de 2,5-3 cm, est encore relativement commune dans des forêts humides de moyenne altitude.

Le type de *Mystacidium viride* Ridley est indiqué « Fox, Ankeramadinika », mais je n'ai vu qu'un échantillon du British Museum étiqueté « Fox 30, Imerina ». Bien qu'il corresponde bien à la description de RIDLEY, on ne peut être sûr que ce soit le type de l'espèce. RIDLEY note que l'éperon est long de 3,7 cm (1,5 pouce), pour ma part, je n'ai pas vu d'éperon dépassant 3 cm. Les feuilles, dans la diagnose, sont dites de 1,25 × 0,3 cm, elles peuvent atteindre 2,5 × 0,6 cm. Le type de *A. rhynchoglossum* est très semblable à l'échantillon *Fox 30*, Imerina. La feuille de ce dernier échantillon paraît être pileuse, mais, à mon avis, cette pilosité est secondaire et est due à une parasitose.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Bosser 15591*, forêt d'altitude, la Mandraka, av. 1962 (P); *16929*, vestige de forêt, P.K. 38 route d'Anjozorobe (P); *Fox s.n.*, Ankeramadinika, type de *Mystacidium viride* Ridley (BM?); *Fox 30*, Imerina (BM); *François s.n.*, forêt d'Ankeramadinika (P); *Perrier de la Bâthie 14973*, vestiges de forêts brûlées, au N. de l'Imerina, Mt. Vohitrilongo, vers 1400 m, sept. 1922, type de *Angraecum rhynchoglossum* Schltr. (P); *16978*, Tsinjoarivo, fév. 1925 (P); *18542*, forêt d'Ankeramadinika, alt. 1200 m, av. 1928 (P).

Angraecum pauciramosum Schltr., Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 350 (1925).

— *Mystacidium graminifolium* RIDLEY, Journ. Linn. Soc. Bot. 21 : 490 (1885). Type : *Hildebrandt 3977*, Wald von Ankafina, Süd Betsileo, märz 1881 (lecto-, BM!; isolecto-, P!), *syn. nov.*
— *Epidorchis graminifolia* (RIDLEY) O. KUNTZE, Rev. Gen. 2 : 660 (1891).
— *Monixus graminifolius* (RIDLEY) FINET, Bull. Soc. Bot. France 54, Mém. 9 : 19 (1907).
— *Angraecum graminifolium* (RIDLEY) SCHLTR., Beih. Bot. Centralbl. 33 (2) : 434 (1915), *non A. graminifolium* (KRAENZL.) ENGL. (1908).
— *A. poöphyllum* SUMMH., Kew Bull. 8 : 162 (1953), *nom. superfl.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 11864* (*err. 11862*), Madagascar, forêt d'Analamazaotra, alt. 800 m, juillet 1914 (holo-, P!).

Bien que placés dans 2 sections différentes par PERRIER DE LA BÂTHIE, il ne fait pas de doute que *Angraecum pauciramosum* Schltr. et *Mystacidium graminifolium* Ridley ne constituent qu'une seule espèce, de la section *Lepervenchea* (Cordem.) Schltr. La plante est, suivant les cas, ± ramifiée et la taille des feuilles est variable : 1-5,5 × 0,2-0,5 mm. Les gaines foliaires sont comprimées et à dos nettement caréné à sub-ailé. Les fleurs sont petites, les divisions du périanthe ne dépassant guère 2 mm.

Au voisinage de cette espèce : *A. caricifolium* H. Perr. ne constitue peut-être qu'une variation qui se distingue par des fleurs un peu plus grandes (divisions du périanthe de 2,5 mm), des feuilles plus longues, atteignant 7 cm, les gaines foliaires arrondies non ou à peine carénées sur le dos. *A. musculiferum* H. Perr. et *A. tenuispica* Schltr. sont des espèces plus robustes dont les feuilles atteignent 8 mm de largeur.

L'échantillon *Deans Cowan s.n.*, Ankafana 1880 (BM) cité par RIDLEY sous *Mystacidium graminifolium* est plutôt à rattacher à *A. caricifolium*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *d'Alleizette 662 M*, la Mandraka, déc. 1905 (P); *Bosser 16864*, forêt ombrophile, Périnet, av. 1963 (P); *Decary 5193*, Vondrozo, Province de Farafangana, 5.9.1926 (P); *Hildebrandt 3977*, Wald von Ankafina, Süd Betsileo, märz 1881, type de *Mystacidium graminifolium* (BM, P); *Jard. Bot. Tan. 1483*, Périnet, mars 1974 (P); *Perrier de la Bâthie 11864*, forêt d'Analamazaotra, juillet 1914, type (P); *18556*, forêt d'Ankeramadinika, juin 1928 (P); *18648*, la Mandraka (P); *19292*, forêt d'Ankeramadinika, juin 1933 (P); *Rakoto Jean de Dieu, Jard. Bot. Tan. 125*, la Mandraka (P).

D. A PROPOS DE OEONIA BRAUNIANA WENDL. & KRAENZL. VAR. SARCANTHOIDES (SCHLTR.) BOSSER.

Dans ma « Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXV », Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^{e} sér., 11, sect. B, Adansonia : 162 (1989), une

erreur, qui n'invalide pas le nom proposé, a été faite dans la citation du basionyme de cette variété (*Oeonia* au lieu de *Oeoniella*) qu'il convient de corriger comme suit :

« **Oeonia brauniana** Wendl. & Kraenzl. var. **sarcanthoides** (Schltr.) Bosser, *stat. nov.*

— *Oeoniella sarcanthoides* SCHLTR., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 33 : 364 (1925. »

REMERCIEMENTS : Nous remercions le Directeur du British Museum et son personnel pour le prêt des types de *Angraecum teretifolium* Ridley et de *Mystacidium graminifolium* Ridley et du matériel de *A. viride* (Ridley) Schltr., ainsi que le Dr. R. D. HOOGLAND, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris, qui a traduit les diagnoses latines.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 383-388.

Electrophoretic divergence between *Najas marina* L. and *N. horrida* Magn. from N.E. Natal, South Africa

L. TRIEST

Summary : The division of the genus *Najas* L. into two subgenera, *Najas* and *Caulinia* (Willd.) Rendle, according to their morphology, might be supported by the study of their isozymes. The two most resembling species of each subgenus, *N. marina* L. and *N. horrida* Magn. were collected in Natal (South Africa), and leaf material was used for electrophoresis and enzyme activity stainings for ADH, ME, SDH, IDH, GOT, MDH, POD, 6PG, GDH, G6P, PGM and SOD. This revealed large genetic distances between both considered species. Moreover, all the leaf enzymes appeared to be monomorph, except for peroxidases.

Résumé : La division du genre *Najas* L. en deux sous-genres *Najas* et *Caulinia* (Willd.) Rendle, sur la base de leur morphologie, paraît confirmée par l'étude de leurs isozymes. Les deux espèces se ressemblant le plus dans chaque sous-genre, *N. marina* L. et *N. horrida* Magn., ont été récoltées au Natal (Afrique du Sud) et le matériel foliaire a été utilisé pour électrophorèse et test coloré de l'activité des enzymes ADH, ME, SDH, IDH, GOT, MDH, POD, 6PG, GDH, G6P, PGM et SOD. Ceci a révélé de grandes distances génétiques entre les deux espèces considérées. De plus, les enzymes foliaires se sont révélés monomorphes, à l'exception des peroxydases.

Ludwig Triest, Senior research assistant of the Belgian National Fund for Scientific Research, Laboratorium voor Algemene Plantkunde en Natuurbeheer, Vrije Universiteit Brussel, Pleinlaan 2, B-1050 Brussel, Belgium.

Within the genus *Najas* L., generally two subgenera, *Najas* and *Caulinia* (Willd.) Rendle, are considered. In subgenus *Najas*, having only one species, *N. marina* L., all taxa of lower rank are dioecious, while in subgenus *Caulinia*, twenty-seven species are undoubtedly monoecious and only four are presumably dioecious. The latter are *N. horrida* Magn. (Africa and Madagascar), *N. tenuis* Magn. (mainly India), *N. indica* (Willd.) Cham. (mainly India) and *N. tenuifolia* R. Br. (Australia). In these species, male and female flowers were rarely found on the same collection and if so, then always on different branches. It was difficult to check the dioecious state on basis of herbarium collections only, because there are many sterile individuals or because a single plant never is enterily mounted on a sheet. Branches break off easily and are often collected when floating at the edge so that broken pieces are often put together in an envelope (TRIEST, 1987, 1988). But for *N. horrida*, the dioecious state of South African specimens in the herbarium and in the wild state was already presumed by OBERMEYER (1966).

Obviously, beside the dioecious state, other characters of the flowers are shared by these four species. The male plants bear a male flower in every axil and their anthers are

tetrasporangiate, this way providing a suitable amount of pollen and consequently facilitating the pollination of rather distant flowers (TRIEST, 1988). Each male flower is surrounded by a spathe, but the female plants bear naked female flowers. All these features are also valid for *N. marina* (= subgenus *Najas*). From a morphological point of view, this species is most related to the African *N. horrida* because they also have a number of leaf characters in common such as : rounded leaf sheath; blade with teeth on large outgrowths; less than 20 teeth on each leaf margin and the lack of sclerenchyma fibres as supporting tissue. The differences between these two species are in the shape and size of their seeds and in the shape and size of the areoles at the seed surface. In the vegetative state, *N. marina* is mostly easy to recognize because of its spines on the stem and on the midrib. These characters are also those used at the subgenus level.

As electrophoretic data gave good results in detecting variation from individuals to population level in *N. marina* (TRIEST & SYMOENS, 1985; TRIEST et al., 1986; VAN GEYT et al., 1987; TRIEST, 1989; TRIEST et al., 1989) we found it useful to estimate the divergence between these two resembling species of each subgenus by analysis of their leaf isozymes. Therefore we used twelve enzyme activity stainings in two populations of each *N. marina* and *N. horrida* from the same area (N.E. Natal) of which one site was a mixed growing place (Table 1; Fig. 1).

MATERIAL AND METHODS

The following fresh collections were made in April 1989 at three sites in Natal, South Africa (Table 1; Fig. 1):

TABLE 1 : South African *Najas* populations investigated for leaf isozymes.

Najas horrida	1. Josini (Pongolo plain)	3 individuals
	2. Mkuze (Mkuze plain)	4 individuals
Najas marina subsp. *armata*	3. Mkuze (Mkuze plain)	5 individuals
	4. False Bay (St. Lucia lake)	5 individuals

Ubombo District, Pongolo river plain, marshy pools (conductivity = 375 μSiemens/cm) near road from Jozini to Ubombo, about 2 km before turnoff to Ubombo-Lake Sibayi : *N. horrida* Magn. (1).
Ubombo District, Mkuze river plain, shallow lake (conductivity = 1644 μSiemens/cm) near road from Ubombo to Mkuze, just before turnoff to Mkuze Game Reserve and road N2 : *N. horrida* (2) and *N. marina* L. subsp. *armata* (Lindb. f.) Horn af Rantz. (3).
Hlabisa District, Hluhluwe river plain, shallow marshy pools (conductivity = 8320 μSiemens/cm) separated from St. Lucia lake in False Bay Game Reserve, south of sandy point : *N. marina* subsp. *armata* (4).

Different individuals were kept in plastic bags during transport of one or two days to the University of Natal (Pietermaritzburg) and where then placed in beakers at 18° C in a culture room for five days.

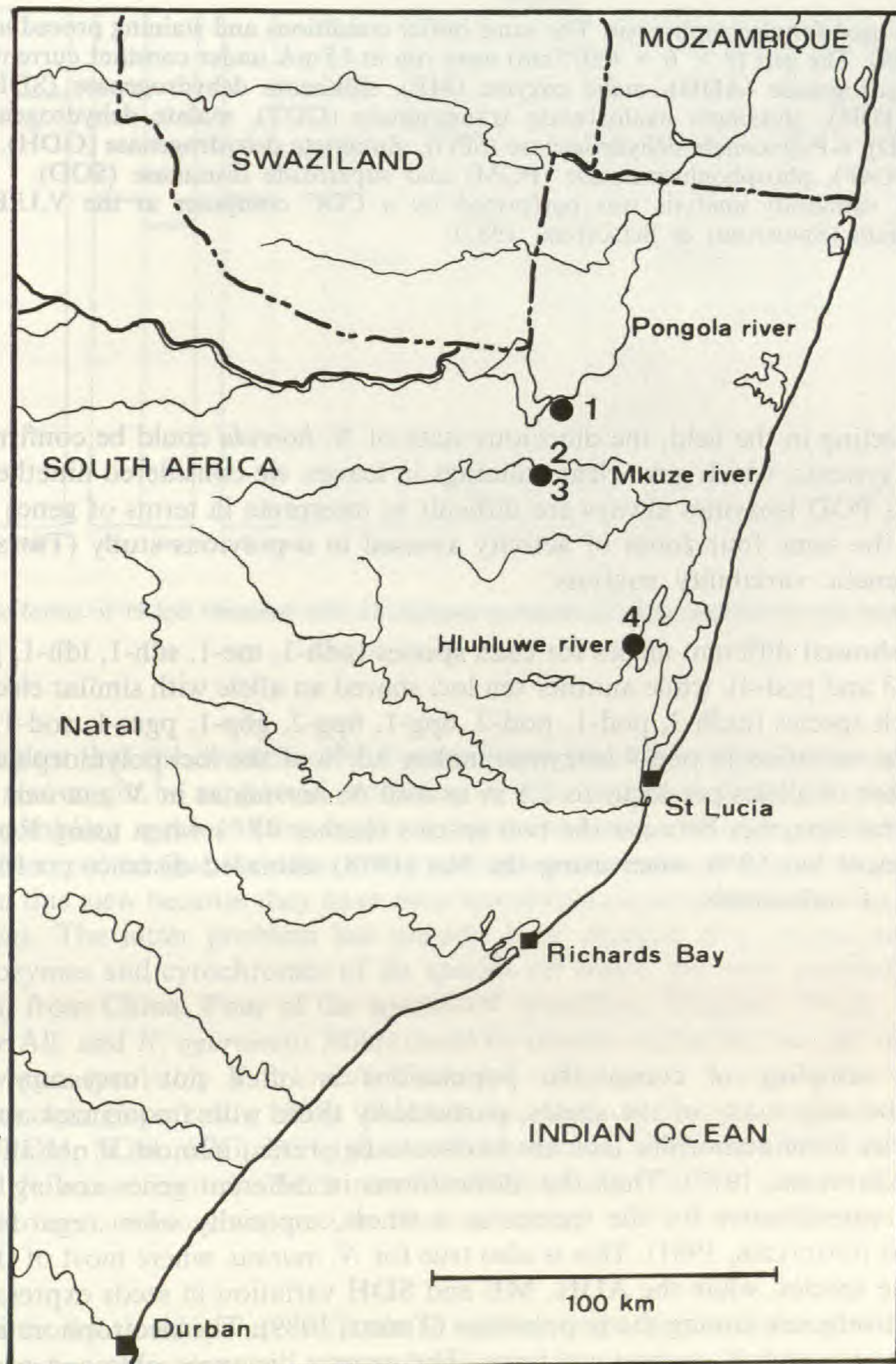


Fig. 1. — *Najas horrida* (1 and 2) and *Najas marina* subsp. *armata* (3 and 4) populations from Natal, investigated for leaf isozymes.

Then the plants were again transported in plastic bags to Belgium during one day. Upon arrival, the different individuals were frozen and stored in liquid nitrogen and examined within three weeks.

Leaves were used for electrophoresis. The same buffer conditions and staining procedures were used as in TRIEST (1989). The gels (9 × 6 × 0.075 cm) were run at 15 mA under constant current and stained for alcohol dehydrogenase (ADH), malic enzyme (ME), shikimate dehydrogenase (SDH), isocitrate dehydrogenase (IDH), glutamate oxaloacetate transaminase (GOT), malate dehydrogenase (MDH), peroxidases (POD), 6-P-gluconate dehydrogenase (6PG), glutamate dehydrogenase (GDH), glucose-6-P-dehydrogenase (G6P), phosphoglucomutase (PGM) and superoxide dismutase (SOD).

The genetic variability analysis was performed by a CDC computer at the V.U.B., using the BIOSYS-1 program (SWOFFORD & SELANDER, 1981).

RESULTS

When collecting in the field, the dioecious state of *N. horrida* could be confirmed. Of the twelve enzyme systems, which gave clear stainings in leaves, we considered ninetheen putative loci (Fig. 2). As POD isozymes always are difficult to interprete in terms of genes and alleles, we considered the same four zones of activity as used in a previous study (TRIEST, 1989) to perform the genetic variability analysis.

Nine loci showed different alleles for each species (adh-1, me-1, sdh-1, idh-1, got-1, mdh-1, mdh-2, pod-3 and pod-4), while another ten loci shared an allele with similar electrophoretic mobility in each species (mdh-3, pod-1, pod-2, 6pg-1, 6pg-2, g6p-1, pgm-1, sod-1, gdh-1 and gdh-2). Only the variation in pod-4 isozymes makes 5.3 % of the loci polymorphic and raised the mean number of alleles per locus to 1.1 in as well *N. horrida* as in *N. marina*. The genetic divergence of leaf isozymes between the two species reaches 45 % when using ROGERS (1972) distance coefficient but 59 % when using the NEI (1978) unbiased distance coefficients for a small number of individuals.

DISCUSSION

Extensive sampling of conspecific populations is often not necessary for species comparisons, because many of the alleles, particularly those with frequencies above 0.20, as well as the alleles in monomorphic loci, are known to be present in most, if not all populations of a species (GOTTLIEB, 1977). Thus the allelic forms in different genes coding for enzymes generally are representative for the species as a whole, especially when regarding the most common alleles (GOTTLIEB, 1981). This is also true for *N. marina*, where most of the alleles are common to the species, while the ADH, ME and SDH variation in seeds expressed the main tendencies of divergence among the populations (TRIEST, 1989). The electrophoretic differences between *N. horrida* and *N. marina* are large. The genetic distances obtained are among the highest when compared to the values generally found for congeneric species. GOTTLIEB (1981) reported that for congeneric species, the genetic identity values calculated after NEI, are ranging from (0.28-)0.47-0.94(-0.99) and this with an average of 0.67. Moreover, all the leaf enzymes in both species investigated here, appeared to be monomorph, except for peroxidases.

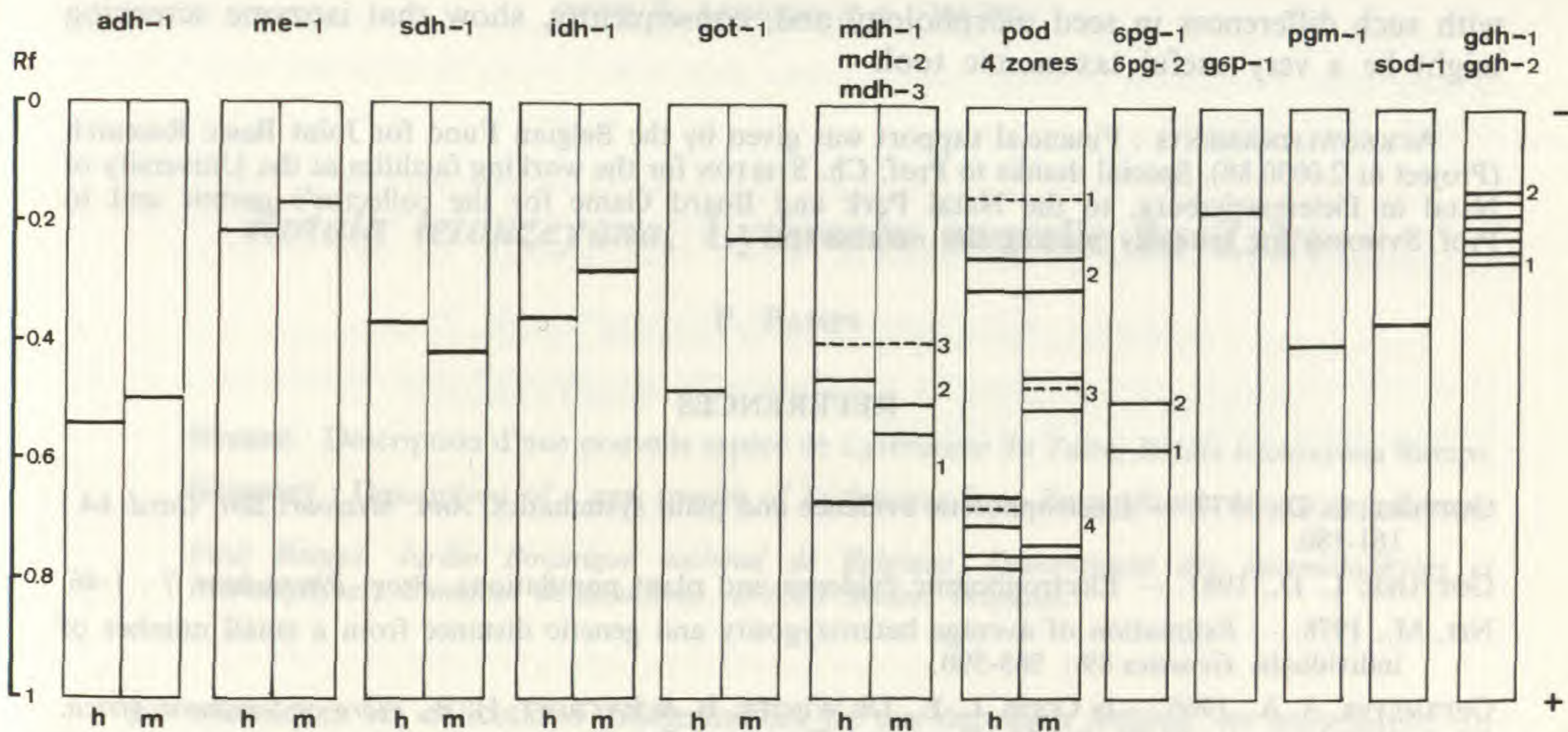


Fig. 2. — Allelic forms of 19 loci obtained with 12 enzymes in leaves of *Najas horrida* (h) and *Najas marina* subsp. *armata* (m).

This indicates that the division of the genus *Najas* into two subgenera according to their morphology, also might be supported according to their isozymes. Even the two morphologically most resembling species differ highly in their isozymes. Though precautions must be taken, it can be expected that the other twenty-seven monoecious species of subgenus *Caulinia* would confirm this view because they have even less morphological characters in common with subgenus *Najas*. The latter problem has already been checked in a comparative study on peroxidase isozymes and cytochromes of six species (of which five were monoecious and one was dioecious) from China. Four of the species (*N. gracillima* (Engelm.) Magn., *N. graminea* Del., *N. minor* All. and *N. oguraensis* Miki) could be closely connected, but the relationship of *N. foveolata* Magn. (probably *N. orientalis* Triest & Uotila) and *N. marina* with the above four species was not clear (You et al., 1985). This has also been checked for ADH in seeds and for ME, MDH, GDH, SDH, 6PG, PGI (glucose-P-isomerase), POD and SOD in leaves of *N. gracillima* and *N. minor* from rice fields near Vercelli in Italy. The two species showed entirely different allelic forms when compared to those observed in *N. marina* (Triest, unpublished results).

Phylogenetic relationships are difficult to assess in the genus *Najas*, due to the many convergently vegetative features and extremely reduced flower characteristics, as an adaptation to life and reproduction under water. How related are e.g. *Najas* species which share a number of negative characteristics (spatheless flowers; absence of fibres or septae in leaves)? Hence we think that seed morphology (shape, size and especially the areolation) offers better taxonomic criteria. Our results suggest also that significant differences in isozymes patterns are correlated

with such differences in seed morphology and, consequently, show that isozyme screening might be a very useful taxonomic tool.

ACKNOWLEDGEMENTS : Financial support was given by the Belgian Fund for Joint Basic Research (Project nr 2.0030.88). Special thanks to Prof. Ch. STIRTON for the working facilities at the University of Natal in Pietermaritzburg, to the Natal Park and Board Game for the collector's permit and to Prof. SYMOENS for critically reading the manuscript.

REFERENCES

GOTTLIEB, L. D., 1977. — Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64 : 161-180.

GOTTLIEB, L. D., 1981. — Electrophoretic evidence and plant populations. *Prog. Phytochem.* 7 : 1-46.

NEI, M., 1978. — Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89 : 583-590.

OBERMEYER, A. A., 1966. —*In* CODD, L. E., DE WINTER, B. & RYCROFT, H. B., *Flora of Southern Africa, Najadaceae* 1 : 81-85, fig. 24. Cape and Transvaal Printers.

ROGERS, J. S., 1972. — Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in genetics, Univ. Texas Publ.* 7213 : 145-153.

SWOFFORD, D. & SELANDER, R. B., 1981. — Biosys-1 : a Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72 : 281-283.

TRIEST, L., 1987. — A revision of the genus Najas L. (Najadaceae) in Africa and surrounding islands. *Mém. Acad. R. Sci. Outre-Mer*, Cl. Sci. Nat. Méd., Collect. in-8°, Nouv. Sér., 21 (4) : 1-88, pls. I-XVIII.

TRIEST, L., 1988. — A revision of the genus Najas L. (Najadaceae) in the Old World. *Mém. Acad. R. Sci. Outre-Mer*, Cl. Sci. Nat. Méd., Collect. in-8°, Nouv. Sér., 22 (1) : 1-172, pls. I-XXIX.

TRIEST, L., 1989. — Electrophoretic polymorphism and divergence in Najas marina L. (Najadaceae) : molecular markers for individuals, hybrids, cytodemes, lower taxa, ecodemes and conservation of genetic diversity. *Aquat. Bot.* 33 : 301-380.

TRIEST, L. & SYMOENS, J. J., 1985. — Isozyme patterns and taxonomic position of a Central African population of Najas marina L. subsp. armata (Lindb. f.) Horm af Rantzien. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 55 : 261-269.

TRIEST, L., VAN GEYT, J. & RANSON, V., 1986. — Isozyme polymorphism in several populations of Najas marina L. *Aquat. Bot.* 24 : 373-384.

TRIEST, L., VIINIKKA, Y. & AGAMI, M., 1989. — Isozymes as molecular markers for diploid and tetraploid individuals of Najas marina (Najadaceae). *Pl. Syst. Evol.* 166 : 131-139.

VAN GEYT, J., TRIEST, L. & JACOBS, M., 1987. — Characterisation of alcohol dehydrogenase in Najas marina L. *Aquat. Bot.* 28 : 129-141.

YOU JUN, SUN XIANGZHONG & WANG HUIGIN, 1985. — Taxonomy of Najas : a synthetical analysis with evidences on cytology, isozymes and SEM examination. *J. Wuhan Univ.* 4 : 111-132.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 389-390.

Rotala letouzeyana, Lythracée nouvelle du Zaïre

P. BAMPS

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Lythraceae* du Zaïre, *Rotala letouzeyana* Bamps.

Summary : Description of a new species of *Lythraceae* from Zaire, *Rotala letouzeyana* Bamps.

Paul Bamps, Jardin Botanique national de Belgique, Département des Spermatophytes et Ptéridophytes, Domaine de Bouchout, B-1860 Meise, Belgique.

En examinant les collections indéterminées de ces dernières années, en provenance du Zaïre et déposées dans l'herbier du Jardin botanique national de Belgique à Meise, nous avons pu découvrir une nouvelle espèce de *Rotala* que nous dédions à notre regretté collègue et ami René LETOUZEY, dont la collaboration avec notre institution fut toujours empreinte de la plus grande cordialité.

La révision monographique du genre par C. D. K. COOK (Boissiera 29 : 1-156, 1979) nous a grandement facilité la mise en évidence de cette nouveauté.

Rotala letouzeyana Bamps, *sp. nov.*

R. myriophylloidi Welw. ex Hiern *affinis sed foliis omnibus oppositis, petalis quadrangularibus, staminorum filamentis longioribus capsulisque duplo longioribus differt.*

Herbe crassulescente, prostrée-ascendante, entièrement glabre ; tige non ramifiée, pouvant atteindre 15 cm de longueur, enracinée aux nœuds inférieurs. Feuilles opposées-décussées, sessiles, les inférieures à limbe étroitement lancéolé et atteignant 5 mm de longueur pour 0,6 mm de largeur, les supérieures ovales-arrondies et plus courtes. Fleurs pourpre violacé, solitaires et axillaires vers le sommet de la tige, hétérostylées ; pédicelles de 0,5 mm de longueur ; bractées adnées à la base des pédicelles et semblables aux feuilles supérieures, largement ovales et arrondies à la base et au sommet, d'environ 3 mm de longueur et de largeur ; bractéoles étroitement triangulaires, de 0,5 mm de longueur ; calice campanulé, à tube d'environ 2,5 mm de longueur et à 4 lobes largement triangulaires et de 1 mm de longueur ; pétales 4, subquadrangulaires, de 1-1,5 mm de longueur et de largeur ; étamines à filet inséré dans le 1/3 inférieur du tube et à anthère elliptique, de 0,7 mm de longueur et 0,4 mm de largeur ; filets des fleurs brévistyles exserts et de 5 mm de longueur, ceux des fleurs longistyles inclus et de 2,5 mm de longueur ; ovaire ovoïde, de 2 mm de hauteur ; style des fleurs brévistyles de 1 mm de longueur, celui des fleurs longistyles de 3 mm de longueur ; stigmate capité. Capsules ellipsoïdales, entourées du calice persistant, de 3 mm de longueur et 2 mm de largeur,

à 2 valves pourvues de stries horizontales très rapprochées et à paroi très mince et très fragile. Graines assez étroitement ovoïdes, plan-convexe, d'environ 1,2 mm de longueur et 0,5 mm de largeur, brun jaunâtre.

TYPE : *Malaisse 13912*, Zaïre, région du Shaba, plateau des Marungu, 5 km ESE de Pepa (29°47′ E-7°44′ S), alt. 1990 m, mare temporaire asséchée depuis quelques jours, 16.6.1986 (holo-, BR ; iso-, K, MO, P, PRE, WAG).

Cette espèce a été récoltée en compagnie de la Labiatée *Limniboza dilungensis* Lisowski & Mielcarek (*Malaisse 14001*), présente également sur les plateaux des Kundelungu et des Kibara, entre 1650 et 1900 m d'altitude.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 391-395.

A propos de la spéciation chez *Eulophia* Lindley (*Orchidaceae*) et description d'une nouvelle espèce, *E. letouzeyana* Geerinck, d'Afrique centrale

D. GEERINCK

Résumé : Considérations sur la spéciation et les difficultés taxonomiques du genre *Eulophia* Lindley (*Orchidaceae*); description d'une nouvelle espèce, *E. letouzeyana* Geerinck.

Summary : Considerations about taxonomical difficulties and speciation in the genus *Eulophia* Lindley; description of a new species, *E. letouzeyana* Geerinck.

Daniel J. L. Geerinck, rue Charles Pas 4, 1160 Bruxelles, Belgique.

I. INTRODUCTION

Le genre *Eulophia* semble présenter un taux d'endémisme assez remarquable, en particulier dans le sud du Zaïre et dans le nord de la Zambie. Ces régions semblent propices à une différenciation spécifique importante et parmi des récoltes récentes de Michel SCHAIJES au Shaba (Zaïre), on trouve fréquemment de nouvelles espèces. Ce genre est très homogène, même si on y inclut *Oeceoclades* Lindley et *Pteroglossaspis* Reichb. f.; aucune classification en sections n'a jamais été réellement fiable. Les caractères végétatifs sont peu variés; les plantes sont glabres et les feuilles sont souvent semblables d'une espèce à l'autre, le plus souvent oblongues. Au niveau des inflorescences, on peut utiliser le nombre de feuilles bractéiformes sur le pédoncule, la forme des bractées et éventuellement la longueur des pédicelles. Il existe cependant en Afrique deux espèces très particulières et uniques quant au port : *E. guineensis* Ker Gawler et *E. petersii* Reichb. f. Ce sont les caractères floraux qui sont déterminants pour la spéciation, en particulier les rapports de forme et de taille des trois tépales externes (sépales) et des deux tépales internes (pétales) ainsi que la très grande variation du labelle éperonné et plus ou moins trilobé; la face interne de celui-ci est ornée d'aspérités, de crêtes, de lamelles, de papilles... très diverses, difficiles à définir, à décrire et à dessiner. La structure du gynostème, la morphologie des graines et la caryologie pourraient, d'après CRIBB (1987), servir à l'établissement de lignées évolutives. D'autre part, il n'existe actuellement que deux révisions du genre pour l'Afrique, publiées, pour l'ouest africain par SUMMERHAYES (1968) et pour le sud africain par HALL (1965).

II. LA VARIABILITÉ DES SÉPALES ET DES PÉTALES

On peut pratiquement dégager quatre tendances :

— Catégorie 1 : sépales et pétales de morphologie et de taille semblables avec toutefois les pétales quelquefois légèrement plus larges et parfois de coloration différente (42 espèces sur 74 en Afrique centrale — Fig. 1, *1*).

— Catégorie 2 : sépales et pétales différents, les premiers aussi longs, à peine moins longs ou légèrement plus longs mais nettement plus étroits que les seconds (16 espèces sur 74 en Afrique centrale — Fig. 1, *2*).

— Catégorie 3 : sépales et pétales différents, les premiers beaucoup plus courts et plus étroits que les seconds qui sont généralement largement arrondis (9 espèces sur 74 en Afrique centrale — Fig. 1, *3*).

— Catégorie 4 : sépales et pétales différents, les premiers nettement plus longs et légèrement plus étroits que les seconds (7 espèces sur 74 en Afrique centrale — Fig. 1, *4*).

Evidemment quelques espèces ont des formes intermédiaires et sont difficiles à classer dans ces quatre catégories. La différenciation morphologique des sépales et des pétales peut aussi s'accompagner d'une coloration nettement dissemblable.

III. LA VARIABILITÉ DU LABELLE

L'éperon du labelle n'est pas une caractéristique absolue du genre ; quatre espèces en sont dépourvues mais deux d'entre elles sont généralement classées dans le genre *Pteroglossaspis*. L'éperon est parfois peu distinct et sacciforme et s'il est bien distinct, conique ou cylindrique, il ne mesure guère plus de 2 cm. Un caractère intéressant mais pas toujours évident à évaluer car il peut présenter une variation au cours de l'épanouissement floral, est le profil inférieur du labelle qui peut être, soit pratiquement plan avec l'éperon subhorizontal (Fig. 1, *5*), soit concave avec l'éperon et le lobe médian incurvés (Fig. 1, *6*), soit sinusoïdal avec l'éperon incurvé et le lobe médian récurvé (Fig. 1, *7*) ou enfin cosinusoïdal avec l'éperon récurvé et le lobe médian incurvé (Fig. 1, *8*). Le labelle est aussi très souvent plus ou moins trilobé ; la profondeur, la forme et la position relative de ces lobes sont déterminantes mais aussi le rapport de leur longueur, qui est très constant chez chaque espèce, de l'ordre de 1/3 (Fig. 1, *9*), 1/2 (Fig. 1, *10*) ou 2/3 (Fig. 1, *11*). Après tous ces caractères de base, restent à analyser pour la détermination des espèces et pour l'élaboration d'une clé, les innombrables types d'aspérités internes et leurs positions sur le labelle.

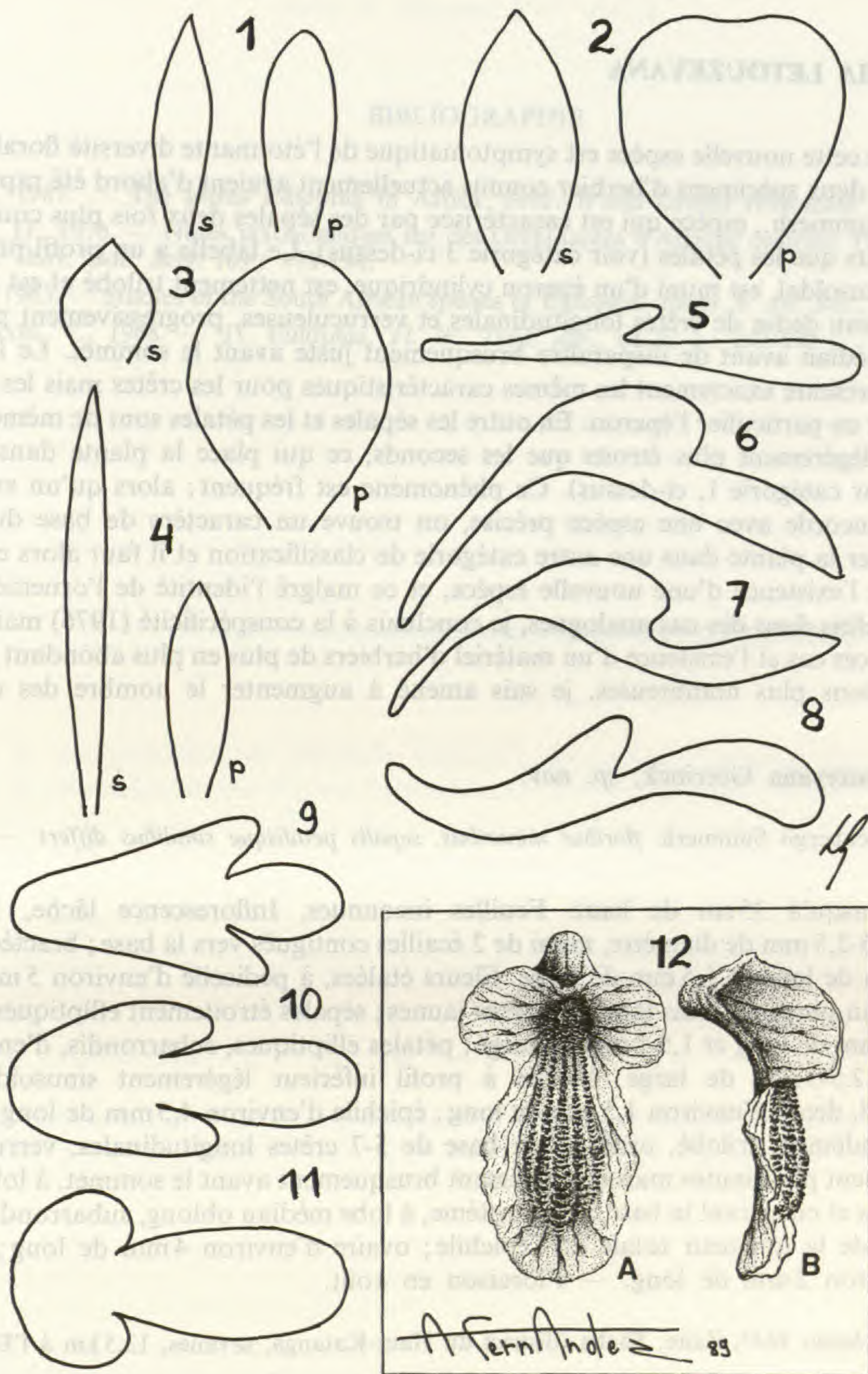


Fig. 1. — **1**, sépales et pétales semblables; **2**, sépales nettement plus étroits que les pétales; **3**, sépales beaucoup plus courts et plus étroits que les pétales; **4**, sépales nettement plus longs et plus étroits que les pétales; **5**, labelle à profil inférieur plan; **6**, labelle à profil inférieur concave; **7**, labelle à profil inférieur sinusoïdal; **8**, labelle à profil inférieur cosinusoïdal; **9**, épichile à lobes de rapport 1/3; **10**, épichile à lobes de rapport 1/2; **11**, épichile à lobes de rapport 2/3; **12**, labelle d'*Eulophia letouzeyana*: A, vu de face; B, vu de profil (× 6).

IV. EULOPHIA LETOUZEYANA

Le cas de cette nouvelle espèce est symptomatique de l'étonnante diversité florale du genre *Eulophia*. Les deux spécimens d'herbier connus actuellement avaient d'abord été rapportés à *E. hirschbergii* Summerh., espèce qui est caractérisée par des sépales deux fois plus courts et deux fois plus étroits que les pétales (voir catégorie 3 ci-dessus). Le labelle a un profil presque plan ou à peine sinusoïdal, est muni d'un éperon cylindrique, est nettement trilobé et est orné dès la base d'un réseau dense de crêtes longitudinales et verruculeuses, progressivement plus élevées sur le lobe médian avant de disparaître brusquement juste avant le sommet. Le labelle d'*E. letouzeyana* présente exactement les mêmes caractéristiques pour les crêtes mais les fleurs sont plus petites et en particulier l'éperon. En outre les sépales et les pétales sont de même longueur, les premiers légèrement plus étroits que les seconds, ce qui place la plante dans une autre catégorie (voir catégorie 1, ci-dessus). Ce phénomène est fréquent ; alors qu'un ensemble de caractères concorde avec une espèce précise, on trouve un caractère de base différent qui amène à placer la plante dans une autre catégorie de classification et il faut alors envisager la possibilité de l'existence d'une nouvelle espèce, et ce malgré l'identité de l'ornementation du labelle. Autrefois dans des cas analogues, je concluais à la conspécificité (1976) mais devant la répétition de ces cas et l'existence d'un matériel d'herbiers de plus en plus abondant permettant des observations plus nombreuses, je suis amené à augmenter le nombre des espèces.

Eulophia letouzeyana Geerinck, *sp. nov.*

A E. hirschbergii Summerh. *floribus minoribus, sepalis petalisque similibus differt.* — Fig. 1, *12*.

Herbe jusqu'à 35 cm de haut. Feuilles inconnues. Inflorescence lâche, 10-20-flore ; pédoncule 1,5-2,5 mm de diamètre, muni de 2 écailles contiguës vers la base ; bractées subulées, jusqu'à 8 mm de long et 1,5 mm de large. Fleurs étalées, à pédicelle d'environ 5 mm de long ; périanthe brun purpurin mais labelle à crêtes jaunes ; sépales étroitement elliptiques, subobtus, d'environ 4 mm de long et 1,5-2 mm de large ; pétales elliptiques, subarrondis, d'environ 4 mm de long et 2,5-3 mm de large ; labelle à profil inférieur légèrement sinusoïdal ; éperon subellipsoïdal, droit, d'environ 1,5 mm de long ; épichile d'environ 4,5 mm de long et 3 mm de large, profondément trilobé, orné dès la base de 5-7 crêtes longitudinales, verruculeuses et progressivement plus hautes mais disparaissant brusquement avant le sommet, à lobes latéraux allongés, ailés et entourant la base du gynostème, à lobe médian oblong, subarrondi et formant environ 2/3 de la longueur totale de l'épichile ; ovaire d'environ 4 mm de long ; gynostème droit, d'environ 2 mm de long. — Floraison en août.

TYPE : *Schaijes 3637*, Zaïre, Shaba (district du Haut-Katanga, savanes, 13,5 km à l'E. de Kolwezi (holo-, BR).

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Thoen 4837*, Zaïre, Shaba (district du Haut-Katanga), savanes : Muembe (BR).

Taxon dédié au botaniste français R. LETOUZEY, récemment décédé.

BIBLIOGRAPHIE

CRIBB, P., 1987. — The genus Eulophia in Africa. *Proc. World Orchid Hiroshima Symp.* : 97-103.

GEERINCK, D., 1976. — Notes taxonomiques sur des Orchidacées d'Afrique centrale, IV Eulophia. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 109 : 179-194.

HALL, A., 1965. — Studies of the South African species of Eulophia. *Journ. S. Afr. Bot.*, Suppl. 5 : 1-248.

SUMMERHAYES, V., 1968. — 31. Eulophia. *Fl. W. Trop. Afr.*, ed. 2, 3 : 243-250.

BIBLIOGRAPHIE

CRIBB, P. J., 1983. — The genus Eulophia in Africa. Proc. World Orchid Conference [illegible] : 97-103.

GEERINCK, D., 1976. — Notes taxonomiques sur les Orchidaceae d'Afrique centrale. IV. Eulophia. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 109 : 179-184.

HALL, A. V., 1965. — Studies of the South African species of Eulophia. Journ. S. Afr. Bot. Suppl. 5 : 1-248.

SUMMERHAYES, V., 1968. — In Hutchinson, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 3 : 243-276.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 397-402.

Taxonomie des *Meliaceae* malgaches : espèces nouvelles du genre *Malleastrum* (Baillon) J.-F. Leroy

J.-F. LEROY

Résumé : Description de trois espèces nouvelles de *Malleastrum* de Madagascar. L'une d'elles (*M. sambiranense*) présente des fruits tomenteux, caractère jusqu'à maintenant inconnu dans le genre.

Summary : Description of three new species of *Malleastrum* from Madagascar. One of these (*M. sambiranense*) is particularly noteworthy for having tomentose fruits, character previously unknown in the genus.

Jean-François Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Avec la collaboration de Michèle LESCOT[1], j'ai repris l'analyse taxonomique des *Meliaceae* de Madagascar que j'avais entreprise en 1958 et poursuivie de façon discontinue jusqu'en 1976. Cette note ouvre donc une nouvelle série de publications portant sur la famille en cause qui fera l'objet d'un prochain mémoire destiné à la Flore de Madagascar et des Comores.

J'ai déjà publié un lot d'espèces de *Malleastrum* (Baillon) J.-F. Leroy (J. Agric. Trop. Bot. Appl. 11 : 127-149, 1964). On trouvera ci-dessous la description de trois espèces nouvelles.

Malleastrum letouzeyanum J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 1, *a-f*.

Foliola apice emarginata, nervis primariis depressis, nervis secundariis numerosis (± 15 paria). Inflorescentiae in paniculas amplas multifloras dispositae. Flores unisexuales; calyx 5-dentatus; petala glabra cum costa prominenti; ovarium uniloculare. Fructus ignotus.

Arbre de 4-8 m de hauteur. Rameaux assez robustes à écorce brune finement striée, jeunes glabrescents à petits poils très courts, adultes glabres. Feuilles à (1-)3-5 folioles, la dernière plus développée, de 10-15 × 10-12 cm. Folioles à limbe coriace, raide, elliptique oblong à obové, largement obtus et émarginé au sommet, longuement atténué aigu à décurrent à la base, de 3,5-8 × 1,5-2,5 cm, légèrement révoluté parfois ondulé sur les bords, glabre, vert foncé très brillant et lisse en dessus et vert plus pâle mate en dessous, à ponctuations et striations translucides éparses et difficilement discernables par transparence. Nervure primaire plate en

1. Qui, en outre, a entrepris une étude sur l'anatomie foliaire des *Meliaceae* de Madagascar.

dessus. Nervures secondaires nombreuses, 12-15 paires, plus apparentes en dessous; réticulum très peu marqué des deux côtés. Pétiole de section convexe, plat à la base, en gouttière au sommet, de 2-4 cm, obscurément pubescent à glabre; pétiolule subnul.

Inflorescences terminales et axillaires en panicules de fleurs, plus grandes pour les fleurs mâles que pour les fleurs femelles. Bractées triangulaires, de 0,3-0,5 mm, pubescentes. Bouton elliptique, tronqué au sommet. Fleurs blanches, de 3-4 mm, à pédicelle court de 1-2 mm, articulé à la base, pubescent. Calice cupulaire, coriace, haut de 1,2 mm, large de 3,5 mm, à 5 dents très courtes de 0,3 mm, largement arrondies, glabre à glabrescent à courtement pubescent extérieurement, glabre intérieurement. Corolle à 5 pétales indupliqués-valvaires, largement elliptiques à subobovés, cucullés au sommet, de 3,5-4 × 1,5-2 mm, glabres, papilleux sur les bords. *Fleurs* ♂ : étamines 10, à filets longs de 1,5 mm, soudés sur 1/2 ou 2/3 de leur longueur en un tube cylindrique légèrement contracté au sommet, large de 2 mm, glabrescent extérieurement, tomenteux intérieurement dans la partie libre des filets terminés par des appendices filiformes, de 1,2-1,5 mm, sensiblement de la même taille que les anthères ou les dépassant, pubescents et papilleux; anthères elliptiques, de 1,2 × 0,4 mm, ± mucronulées au sommet, glabres, parfois à quelques poils rares. Pistillode développé différent du pistil par sa taille plus petite et par un disque glanduleux à la base de l'ovaire, haut de 1,5 mm, large de 0,4 mm. *Fleurs* ♀ : anthérodes plus étroites que les anthères, de 0,9 × 0,3 mm, pubescentes à poils épars. Pistil atteignant la base des anthérodes, haut de 2,2 mm; ovaire de 1,2 × 1 mm de diamètre, tomenteux à petits poils courts apprimés, 1 loge à 2 ovules superposés; style glabrescent haut de 0,7 mm, de 0,3 mm de diam.; tête du style capitée, haute de 0,3 mm, large de 0,5 mm; stigmate à fines cannelures de 0,1 mm de diam., déprimé au centre.

Fruit inconnu.

TYPE : *Capuron 18565 SF*, arbre de 7-8 m, forêt de l'Ankarafantsika, au N. de la route d'Ampijoroa à Tsaramandroso, 10.5.1958, bout., fl. (holo-, P; iso-, P).

PARATYPES : *Dorr & Koenders 3034* (P); *Réserves Naturelles 2823 RN, 2930 RN* (P).

Espèce affine de *M. psammophilum* des régions sableuses et dunes maritimes de la région de Majunga. *M. letouzeyanum* est une essence de forêt qui semble affectionner les substrats sablonneux d'Ampijoroa et d'Ambato Boeni; il se distingue essentiellement de *M. psammophilum* par des feuilles plus grandes à sommet émarginé, des fleurs 5-mères et des inflorescences en panicules plus développées.

Dédié à R. LETOUZEY, de l'équipe du CNRS au Laboratoire de Phanérogamie, spécialiste de la forêt tropicale africaine, auteur d'une œuvre botanique et écologique de premier plan.

Malleastrum perrieri J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 1, *g-p*.

Frutex. Folia foliolis 1-3-5(-7), rhachideque petiolo alato, alis foliaceis obovatis evolutis. Inflorescentiae 1-2-florae. Flores unisexuales calyce 5-dentato. Fructus glaber vel glabriusculus, pilis tenuibus sparsim distributis instructus.

Arbuste ou arbrisseau de 1,5-3 m de hauteur. Rameaux à écorce grisâtre, jeunes glabrescents, adultes glabres, couverts de lenticelles claires, peu visibles. Feuilles à 1-3-5(-7)

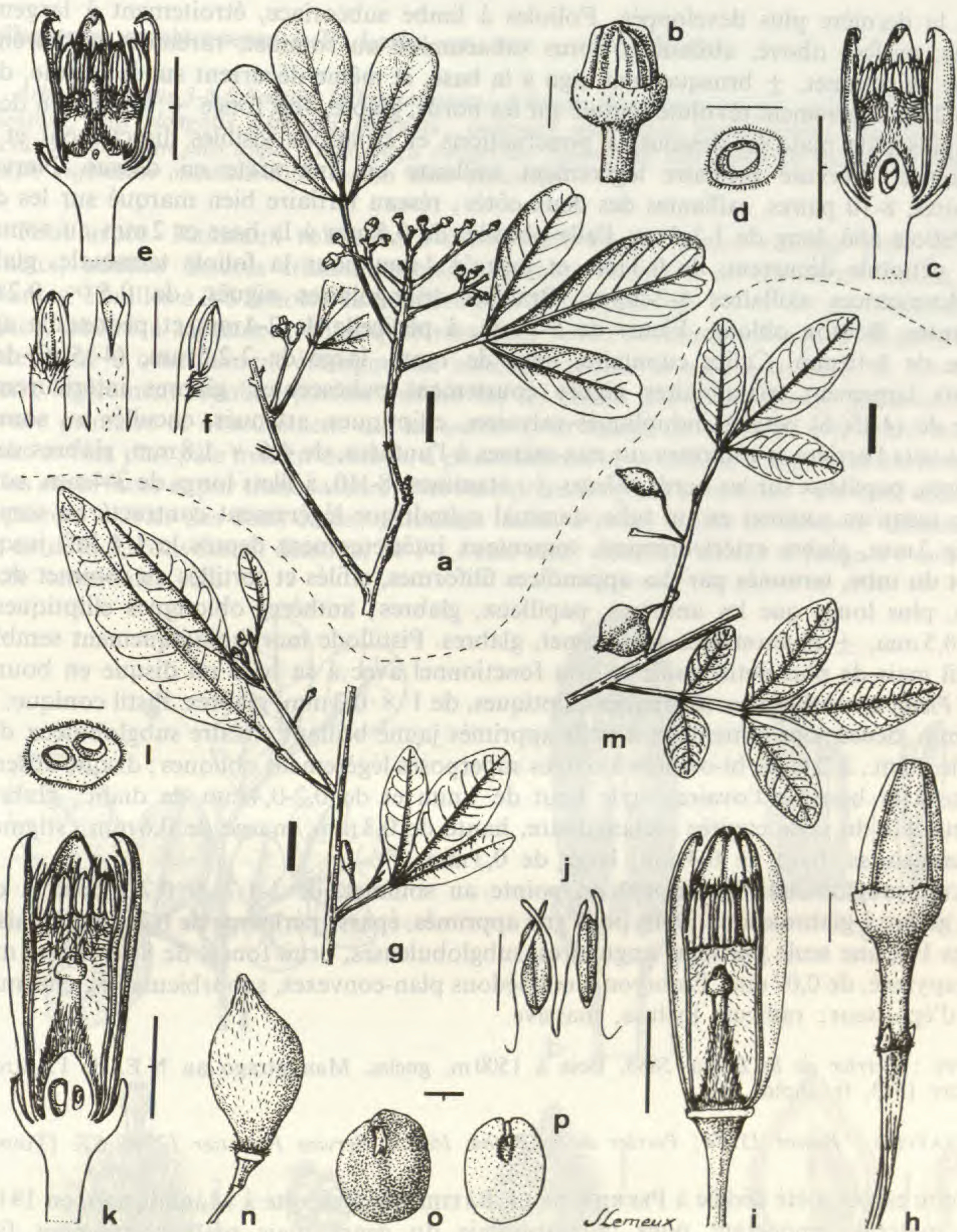


Fig. 1. — **Malleastrum letouzeyanum** J.-F. Leroy : **a**, rameau inflorescentiel ; **b**, bouton ; **c**, CL fleur ♀ ; **d**, CT ovaire ; **e**, CL fleur ♂ ; **f**, anthères et appendices, vues externe, interne et de profil. (a-b, e-f, *18565 SF* ; c-d, *2930 RN*). — **M. perrieri** J.-F. Leroy : **g**, rameau inflorescentiel ; **h**, bouton ; **i**, fleur ♂ ; **j**, anthères et appendices, vues externe et interne ; **k**, CL fleur ♀ ; **l**, CT ovaire ; **m**, rameau infrutescentiel ; **n**, fruit jeune ; **o**, graine ; **p**, CL cotylédon. (g-h, k-l, *Perrier 16925* ; i-j, *12946 SF* ; m-p, *Perrier 5888*). — Echelles : a, m, g = 1 cm ; c, e, i, k, n-p = 2 mm ; b, d, f, h, l = 1 mm.

folioles, la dernière plus développée. Folioles à limbe subcoriace, étroitement à largement elliptique, parfois obové, atténué à obtus subacuminé au sommet, rarement obscurément émarginé au sommet, ± brusquement aigu à la base, et même décurrent sur le pétiole, de 2-7 × 2-3,2 cm, légèrement révoluté ondulé sur les bords, glabre, vert foncé ± brillant en dessus et vert plus pâle mate en dessous, à ponctuations et striations visibles directement et par transparence. Nervure primaire légèrement saillante en fine arête en dessus. Nervures secondaires, 8-10 paires, saillantes des deux côtés; réseau tertiaire bien marqué sur les deux faces. Pétiole ailé, long de 1-1,5 cm, l'aile obovée, de 0,5 mm à la base et 2 mm au sommet, glabre; pétiolule décurrent, de 0,3 mm et jusqu'à 1 mm pour la foliole terminale, glabre.

Inflorescences axillaires 1-2-flores. Bractées triangulaires aiguës, de 0,5 × 0,2 mm, pubescentes. Bouton oblong. Fleurs de 5-7 mm, à pédicelle de 2-4 mm et pédoncule aplati en lame de 3-10 mm. Calice cupulaire, haut de 1 mm, large de 2-2,5 mm, (4-)5(-6)-denté, les dents largement triangulaires aiguës courtement pubescentes, glabres intérieurement. Corolle de (4-)5(-6) pétales indupliqués-valvaires, elliptiques, atténués, cucullés au sommet, réfléchis vers l'arrière et roulottés sur eux-mêmes à l'anthèse, de 4,6 × 1,8 mm, glabres sur les deux faces, papilleux sur les bords. *Fleurs* ♂ : étamines (8-)10, à filets longs de 3-4 mm, soudés presque jusqu'au sommet en un tube staminal cylindrique légèrement contracté au sommet, large de 2 mm, glabre extérieurement, tomenteux intérieurement depuis le 1/4 inf. jusqu'au sommet du tube, terminés par des appendices filiformes, effilés et tortillés au sommet de 1,5-2,5 mm, plus longs que les anthères, papilleux, glabres; anthères oblongues elliptiques, de 1,3 × 0,5 mm, ± mucronulées au sommet, glabres. Pistillode morphologiquement semblable au pistil mais de plus petite taille et non fonctionnel avec à sa base un disque en bourrelet réduit. *Fleur* ♀ : anthérodes oblongues elliptiques, de 1 × 0,3 mm, glabres. Pistil conique, haut de 2,6 mm, densément tomenteux à poils apprimés jaune brillant; ovaire subglobuleux d'env. 1 mm de diam., à 2 loges bi-ovulées à ovules superposés légèrement obliques; disque absent ou obsolète à la base de l'ovaire; style haut de 1 mm et de 0,2-0,4 mm de diam., glabre au sommet; tête du style capitée rectangulaire, haute de 0,3 mm, marge de 0,6 mm; stigmate à fines cannelures, haut de 0,4 mm, large de 0,3 mm.

Fruit subglobuleux légèrement en pointe au sommet, de 1-1,7 × 0,7-1,2 cm, à calice caduc, glabre à glabrescent à petits poils gris apprimés, épars; péricarpe de 0,2 mm d'épaisseur. Graines 1-2, une seule par loge, angulaires, subglobuleuses, brun foncé, de 8-10 × 6-8 mm, à testa papyracé, de 0,07 mm. Embryon à cotylédons plan-convexes, suborbiculaires, charnus, de 3 mm d'épaisseur; radicule incluse, massive.

TYPE : *Perrier de la Bâthie 5888*, Bois à 1500 m, gneiss, Manantrago au N.E. de l'Antrojabe, novembre 1913, fr. (holo-, P).

PARATYPES : *Bosser 15134*; *Perrier de la Bâthie 16925*; *Service Forestier 12946 SF.* (Tous P).

Cette espèce a été dédiée à PERRIER DE LA BÂTHIE qui a récolté à Manantrago, en 1913, les fruits, matériau important pour la taxonomie du genre mais malheureusement faisant quelquefois défaut ou insuffisamment représenté, et découvert la plante en fleurs, en 1925, à Tsinjoavaro.

Arbuste ou arbrisseau du centre, vivant dans les forêts d'altitude, cette espèce, affine de *M. mandenense*, se distingue par ses feuilles 1-7-foliolées à pétiole et rachis ailés et par ses feuilles polymorphes.

Malleastrum sambiranense J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 2, *h-k*.

Arbuscula foliis 3-5-foliolatis. Inflorescentiae 1-2-florae. Flores unisexuales ; calyx 5-lobatus ; petala 5 tomentosa, pilis elongatis adpressis instructa ; androecii appendices papillosissima ; ovarium 3-loculare. Fructus tomentosum pilis usque 2 mm longis instructus. Species ab aliis speciebus indumento brunneo plus minusve rufescenti omnilateraliter notato bene distincta.

Petit arbre. Rameaux robustes, à écorce gris blanc, jeunes à longs poils jaune-roux flexueux, adultes fissurés transversalement, glabres couverts de lenticelles claires, ovales, saillantes. Feuilles à 3-5 folioles, la dernière plus développée, de 5-6 × 4-5 cm. Folioles à limbe coriace, obové à largement elliptique, rarement suborbiculaire, arrondi à largement obtus subacuminé à obscurément émarginé au sommet, atténué à aigu à la base, de 1,5-4 × 1,5-2,5 cm, légèrement révoluté parfois ondulé sur les bords, glabre en dessus, glabrescent sur la nervure primaire et obscurément sur les autres et la marge en dessous, vert foncé brillant en dessus et vert plus pâle mat en dessous, à ponctuations et striations brunes visibles directement sur les deux faces et par transparence. Nervure primaire plate en dessus. Nervures secondaires, 7-8 paires, visibles des deux côtés ; réticulum lâche, à peine visible en dessous. Pétiole à arête vive en dessus, convexe en dessous, de 1-1,5 cm, velu ; pétiolule de 0,3 et jusqu'à 1 mm pour la foliole terminale, velu.

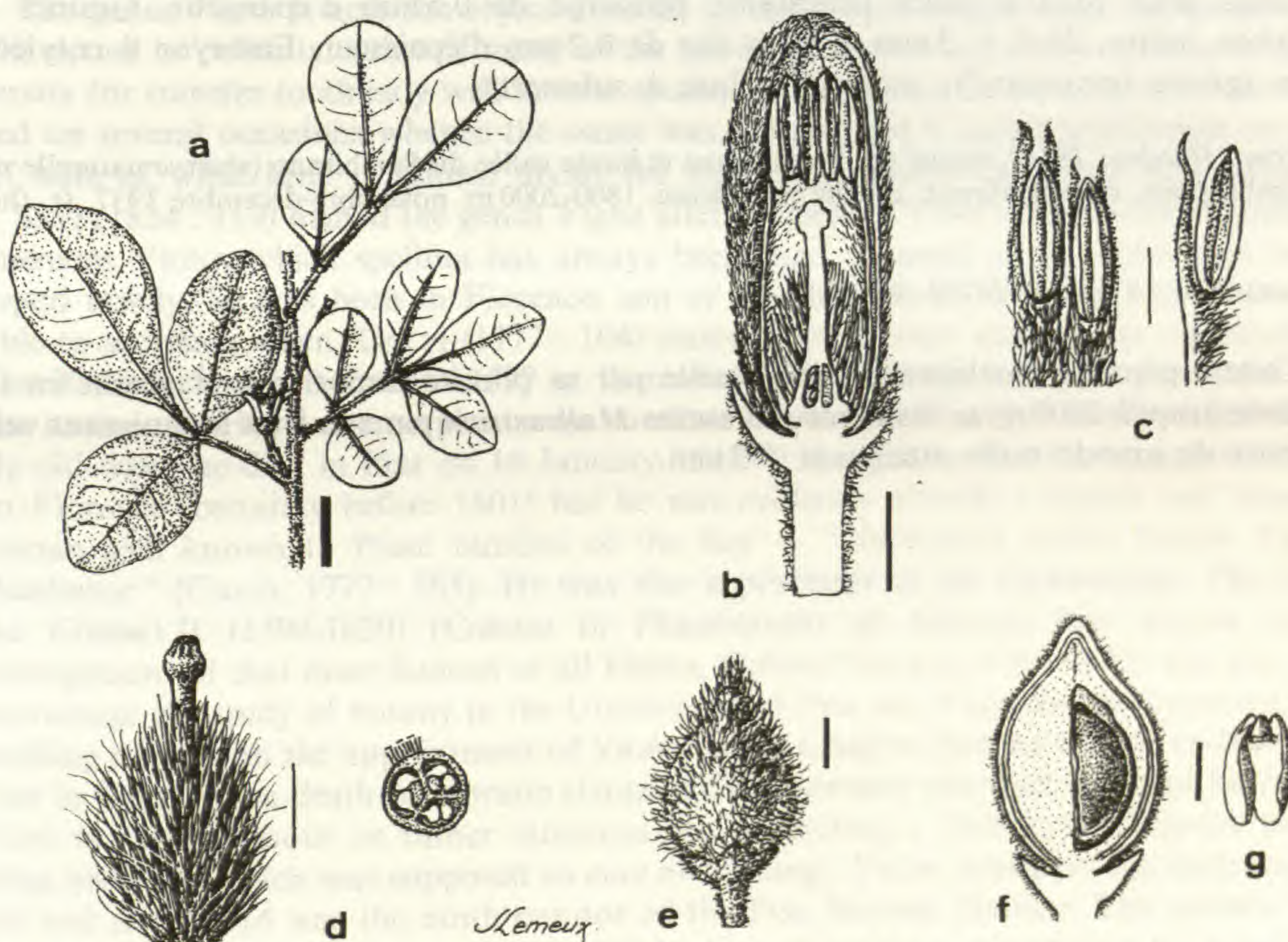


Fig. 2. — **Malleastrum sambiranense** J.-F. Leroy : **a**, rameau inflorescentiel ; **b**, CL fleur ♂ ; **c**, anthères et appendices, vue interne et profil ; **d**, pistil et CT ovaire ; **e**, fruit ; **f**, CL fruit avec graine entière en place ; **g**, embryon entr'ouvert. (a-c, *Capuron 18721 SF*; d-g, *Humbert 18242*). — Echelles : a = 1 cm ; b, e-g = 2 mm ; c-d = 1 mm.

Inflorescences axillaires 1(-2)-flores. Bractées triangulaires, de 0,3 mm, tomenteuses. Fleur de 8-10 mm à pédicelle articulé de 4-8 mm et de 0,5 cm de diamètre, tomenteux. Calice haut de 2,5 mm, large de 5 mm, 5-lobé sur un tiers de sa longueur, densément tomenteux à poils longs enchevêtrés et dressés, glabres intérieurement. Corolle de 5 pétales indupliqués-valvaires, elliptiques, cucullés au sommet, réfléchis vers l'arrière à l'anthèse, de 8-9 × 1,5 mm, densément tomenteux à longs poils jaune brillant apprimés sur toute la surface du pétale, glabres intérieurement, papilleux sur les bords. *Fleur* ♂ : étamines 10, à filets longs de 4 mm, soudés presque jusqu'au sommet en un tube staminal campanulacé large de 2 mm, glabre extérieurement, tomenteux intérieurement dans la partie supérieure, terminés par des appendices filiformes, effilés et tortillés au sommet, plus longs que les anthères, de 2,5-3 mm, très densément papilleux, glabres ; anthères oblongues, elliptiques, de 1,8 × 0,3 mm, mucronulées au sommet, glabres. Pistillode morphologiquement semblable au pistil mais de plus petite taille et non fonctionnel avec à la base un disque en bourrelet glanduleux, haut de 0,3 mm, large de 0,2 mm. *Fleur* ♀ : anthérodes oblongues elliptiques, de 1,1 × 0,3 mm, glabres. Pistil conique, haut de 4 mm, densément hirsute, à longs poils soyeux jaunes, de 1,5 mm ; ovaire subglobuleux de 1 × 0,8 mm, à 3 loges à 2 ovules superposés, légèrement obliques ; disque réduit à la base de l'ovaire ; style haut de 2,3 mm et de 0,3 mm de diam., glabre au sommet ; tête du style capité de 0,5 mm de diam. ; stigmate à fines cannelures, de 0,2 mm de diam., déprimé au centre.

Fruit subglobuleux légèrement en pointe au sommet de 1 × 1,2 cm de diam., tomenteux à très longs poils roux à calice persistant ; péricarpe de 0,5 mm d'épaisseur. Graines 2-5, angulaires, noires, de 5 × 3 mm, à testa dur de 0,2 mm d'épaisseur. Embryon à cotylédons minces (graine immature ?) ; radicule incluse à subexerte.

TYPE : *Humbert 18242*, massif du Tsaratanana et haute vallée du Sambirano (réserve naturelle n° 4), forêt ombrophile, sur sol siliceux, croupe rocailleuse, 1800-2000 m, novembre-décembre 1937, fr. (holo-, P).

PARATYPE : *Capuron 18721 SF* (P).

Cette espèce du Sambirano, remarquable par sa pilosité importante et vivant en forêt d'altitude jusqu'à 2000 m, se distingue des autres *Malleastrum* par son fruit longuement velu et ses fleurs de grande taille atteignant 7-9 mm.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 403-405.

Note on Domenico Vigni and the origin of the generic name *Vigna* (*Leguminosae-Phaseoleae*)

B. VERDCOURT

Summary : Biographical information is given concerning Domenico VIGNI, usually latinised Domenicus VIGNA (? 1577-1647) after whom the genus *Vigna* was named.

Résumé : Informations biographiques concernant Domenico VIGNI, usuellement latinisé Domenicus VIGNA (? 1577-1647), auquel le genre *Vigna* a été dédié.

Bernard Verdcourt, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3AB, England.

The genus *Vigna* is now the object of study by numerous botanists and agronomists due to the actual or potential value of many of the species as field crops and as sources of genetic diversity for transfer to already well known species of *Vigna* long in use as crops. I have been asked on several occasions whence the name was derived and it seems worthwhile to give a brief note of what little is known about the man after whom the genus was called.

SAVI (1824 : 113) named the genus *Vigna* after Domenico VIGNI (? 1577-1647) latinised as Domenicus VIGNA which spelling has always been used. A scion of the noble and ancient Prosperi family, he was born in Florence, son of a father named Hercules but I have been unable to ascertain when. CALVI (1777 : 104) stated "ceteris vero annis fuisse numerum plus minus 70" which would make it 1577 or thereabouts. One eulogy reads "*Vigna* senex obiit, cultor notissimus Horti, in quo plantarum conditur omne genus" which confirms that he was fairly old when he died in Pisa on 10 January 1647. It is not known when he moved to Pisa from Florence (certainly before 1601) but he was evidently already a doctor and became a physician well known to Pisan families of the day — "clarioribus multis Pisanis Familiis medicabatur" (CALVI, 1777 : 105). He was also a professor at the Gymnasium. The Grand Duke COSIMO II (1590-1620) (COSIMO DI FERDINANDO DE MEDICI) best known for his encouragement of that most famous of all Pisans, Galileo GALILEI (1564-1642) was also eager to encourage the study of botany in the Universities of Pisa and Florence and apparently had something to do with the appointment of VIGNA to the Chair of Botany at Pisa in 1609 made vacant in 1608 by the death of Horatio (Orazio) CORNACCHINI who had followed his brother Marcus in 1606 (famous or rather infamous for promoting a diabolical purgative powder bearing his name which was supposed to cure everything). VIGNA occupied the chair until his death and from 1614 was the ninth curator of the Pisa Botanic Garden. This garden is the oldest in Europe having been founded in 1543 by Luca GHINI two years before those at Padua and Florence (see CHIARUGI, 1953). CALVI also mentioned that, as well as curating the Botanic Garden, VIGNA also superintended the Natural History Museum and Chemical Laboratory

presumably in the grounds. VIGNA continued to care for the garden and its adjuncts until they were taken over by a Scot, James MCCALL (Giacomo MACOLO SCOZZESE), who became professor of Medicine at the Pisa Lyceum; a brother, John MCCALL (Giovanni MACOLO), became director of the Chemical Laboratory at the same time. SAVI stated "but when they saw that the rewards of the job were not commensurate with this [their great reputations] they were allowed to leave in 1617".

VIGNA learnt his botany from Giuseppe ROVEZZANI (?-1601) and Francesco MALLOCHI (Franciscus MALOCCHIUS) (?-1613) who were respectively Prof. of Botany (before M. CORNACCHINI) and Curator of the Botanic Garden. MALOCCHI is credited with being probably the first person to establish a chemical laboratory although later writers scorned him as merely a hunter after "the universal remedy" in imitation of PARACELSUS (1493-1541). No record has come down to us concerning ROVEZZANI's scientific activities which presumably did not amount to much (SACCARDO does not mention him) but VIGNA commends him as an enthusiastic man who taught with great care. It was ROVEZZANI and MALOCCHI who recommended VIGNA to COSIMO II as being "steeped in botany at Pisa Lyceum and Garden". Although VIGNA held the chair from February 1609 he was not made "Master of Botany and Natural History extraordinary" until October 1620; quite what this entailed is far from clear — if it merely means being confirmed in the post then 11 years is an excessive time for this. It is known that he gave 86 public lectures in 1618 and about 70 in other years.

VIGNA is unquestionably best known for his work containing corrections and additions to the Historia Plantarum and De Causis Plantarum of THEOPHRASTUS (b. 370 BC) (the pupil and successor of ARISTOTLE (384-322 BC) and inheritor of his library). His work is now very rare and present in only very few botanical libraries. It is not at Kew and LINNAEUS had no copy. A fairly full collation based on a xerox of the first pages of the Pisa University Library copy and one recently offered for sale (J. HILL, 1988 : 55) is worth giving — *Animadversiones sive Observationes in Libros de Historia et de Causis Plantarum.* Theophrasti..... Factae & Observatae Circa Arbores, Frutices, Subfructices, Stirpes, Plantas & Herbas, quibus omnibus difficile nomen fit, & ad Nomen Italicum, & vulgatum Pro viribus redactae. Woodcut device on title. 24 p.l., 117, [1] pp., 1 leaf. 4 to. Pisa : S. Marchetti & C. Massini, 1625.□ Pritzel 9203. Wellcome, 1, 6608.

This book was dedicated to FERDINANDO II, Fifth Grand Duke of Etruria (1610-1670) son of COSIMO II who had helped obtain the Chair for him. It was not well received and Judge CELLESI said of it "it is a very superficial work with odd and inaccurate explanations which does not show any great scholarship". However, it does contain much information on VIGNA's predecessors and on the Museum Superintendents as well as many vernacular names of indigenous plants, where they are to be found, who discovered them and, in the case of exotic species, their place of origin (SAVI, 1828 : 19).

He made many botanical journeys in Tuscany and left unpublished notes in the Pisa University Library which were later published by TARGIONI TOZZETTI in 1754-Catalogi di Piante e Droghe, descritte da esso Vigna, e delle sue Lezioni sopra le Gomme e le Resine &c e dei suoi Viaggi Botanici per la Toscana. This contains many original field observations gathered during his extensive journeys in Tuscany.

It is clear that VIGNA continued acting as a medical practitioner, in fact in 1625 he was chief of the doctors at Pisa Hospital and doctor at the Franciscan Convent and made enough money to buy and restore several properties in Pisa. It is in fact from title deeds and

inscriptions on two of the buildings that some of the biographical information concerning VIGNA is derived.

One house in Via Tavoleria bore (and perhaps, still bears) over the door an inscription in Latin which translates approximately as follows "This building fallen down from old age D. Vigna son of Hercules of the old Florentine family of the Prosperi Phil. & Med. Doctor, Gilden Knight and Count Palatinate public professor of simples at Pisa in the time of Cosimo II Fourth Grand Duke of Etruria rebuilt and looked after 1613". Another inscription in marble found in the public wall of the Convent of "shoeless or naked-footed Fathers who are called Carmelites" dated 1636 reads "In the time of Cosimo II Fourth Grand Duke of Etruria this tower about to fall from old age and the square ugly from neglect D. Vigna .... decorated with this building in 1616 and added to what he had undertaken in 1636 when Ferdinando II Fifth Duke of Etruria was ruling".

Many students must have passed through his hands during the 38 years he held the Chair of Botany but virtually nothing is known of them. The most celebrated seems to have been Francesco REDI (1626-1698) from Arezzo in the years 1645-46. VIGNA had a son Constantinus on whom was conferred on 21 October 1638 the extraordinary Chair of Herbal Science for Jove's Day and Festival which carried no stipend but some privileges.

BAILEY (1939 : 3468) referred to him as the Paduan Commentator on Theophrastus but I have found nothing to connect VIGNA with this city and it must be a slip.

SACCARDO (1901 : 112) mentioned an oil painting of VIGNA in the Pisa Botanic Gardens.

ACKNOWLEDGEMENTS : My very best thanks are due to Malcolm YOUNG and the Kew Latin Class (particularly M. WILMOT-DEAR) for translating portions of Angelo FABRONI's "Historiae Academiae Pisanae" and Giovanni CALVI's "Commentarium Inserviturum Historiae Pisani Vireti Botanici Academici" without which almost nothing could have been written. I am extremely grateful to Dr. Lilia D'ELIA, Director of the Biblioteca Universitaria, Pisa for searching out sources of information and sending me xerox copies of rare works.

REFERENCES

BAILEY, L. H., 1939. — *Cyclopaedia of Horticulture* 3.

CALVI, J., 1777. — *Commentarium Inserviturum Historiae Pisani Vireti Botanici Academici*. Pisa.

CHIARUGI, A., 1953. — La date di fondazione dei primi orti botanici del mondo : Pisa (estate 1543); Padova (7 luglio 1545); Firenze (1 dicembre 1545). *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 60 : 785-839.

FABRONI, A., 1792. — *Historiae Academiae Pisanae*, vol. 2. Pisa.

FERRARESE, P. G. N., 1722. — *Istoria degli Scrittori Fiorentini.* Ferrara.

HILL, J. A., 1988. — *Catalogue* 33. New York.

SACCARDO, P. A., 1895. — La Botanica in Italia. Materiali per la storia de questa Scienza, parte seconda. *Mem. Ist. Ven. Sci., Lett. Arti.* 25 No. 4.

SACCARDO, P. A., 1901. — *Ditto* 26 No. 6.

SAVI, G., 1824. — Osservazioni sopra i generi Phaseolus et Dolichos. *Pisa Nuova Giorn. Lett.* 8 : 106-123.

SAVI, G., 1828. — *Notizie per servire alla Storia del Giardino e Museo della I. e R. Università di Pisa*. Pisa.

TARGIONI TOZZETTI, G., 1754. — *Prodromo della Corografia e della Topografia Fisica della Toscana.* Florence.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 407-412.

Les graines de *Plantago palmata* (*Plantaginaceae*) en microscopie électronique à balayage

J. L. LEWALLE & T. AVELLA

Résumé : Les images en MEB de graines de *Plantago palmata* en provenance de 7 massifs montagneux africains sont comparées. Dimensions et ornementation sont constantes et caractéristiques. Une espèce proche, *Plantago africana*, présente le même type d'ornementation tégumentaire mais aussi des caractères spécifiques.

Summary : SEM microphotographs of *Plantago palmata* seeds from 7 African mountains are compared. Size and ornamentation are similar and peculiar. A neighbour species, *Plantago africana*, shows the same type of ornaments, allied with specific features.

J. L. Lewalle, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc.
T. Avella, Université Catholique de Louvain, Unité des Eaux et Forêts, Place Croix du Sud 2, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

Dans l'extraordinaire prolifération de recherches sur les graines grâce au MEB (BRISSON & PETERSON, 1977 : 273 références de 1967 à 1976), peu de travaux ont été menés sur du matériel africain, très peu sur les espèces de *Plantago*, aucun sur la comparaison des graines de la même espèce prélevées en des endroits distants et géographiquement significatifs. La rédaction de la famille des *Plantaginaceae* pour la Flore du Cameroun, à l'initiative de Monsieur R. LETOUZEY, nous a incités à examiner en MEB les graines de la seule espèce signalée au Cameroun.

Plantago palmata Hook. f. est présent uniquement dans les régions montagneuses de l'Afrique tropicale et à ce titre, pourrait faire partie du cortège des espèces constitutives de la région « archipel » afromontagnarde, bien qu'il ne dépasse pas l'altitude d'environ 3000 m.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Quelques capsules mûres sont ouvertes sous binoculaire afin d'obtenir une dizaine de graines. Tous les spécimens étudiés (voir Fig. 1) sont conservés à l'herbier du Jardin Botanique National de Belgique à Meise (BR).

Les graines ainsi prélevées ont été déposées sur des porte-objets en laiton de forme cylindrique de 1 cm de diamètre et 1 cm de hauteur. Elles y adhèrent grâce à un ruban adhésif double face. Chaque support peut recevoir plusieurs graines.

Les échantillons ont été recouverts par sublimation sous vide d'une mince couche d'or (20 nm) afin de les rendre conducteurs et examinés ensuite sous une tension de 20 KV à l'aide d'un microscope électronique à balayage JEOL-JSM 38.

LA CAPSULE

Comme pour tous les plantains, les graines de *Plantago palmata* sont enfermées dans une capsule (pyxide) s'ouvrant par la chute d'un couvercle qui emporte les restes du périanthe séché. L'ovaire est biloculaire et les deux loges sont séparées sur toute leur longueur par une paroi placentaire qui persiste jusqu'à la maturité. Chacune des loges contient 1 à 4 ovules donnant 1 à 4 graines. Il peut donc y avoir, à côté des capsules à 2 graines (1 + 1) les plus fréquentes, d'autres capsules à 3 (1 + 2), à 4 (1 + 3 ou 2 + 2), à 5 (1+ 4 ou 3 + 2) ou à 6 (2 + 4 ou 3 + 3) graines, exceptionnellement à 7 ou à 8.

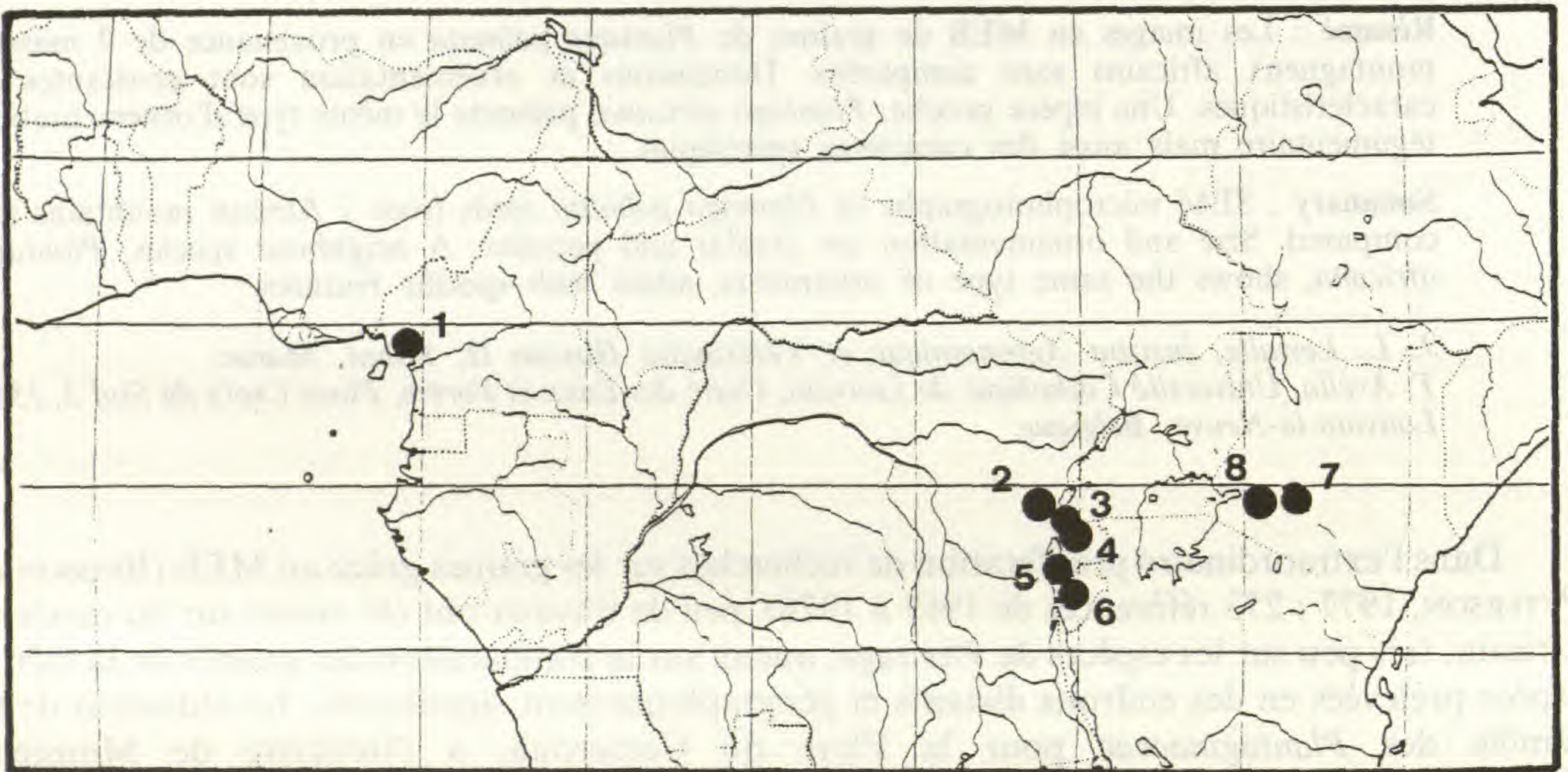


Fig. 1. — Localisation des échantillons étudiés : **Echantillon n° 1** : *Bamps 1560*, Cameroun, 9°55′-4°58′, 23.12.1967 ; **Ech. n° 2** : *Gutzwiller 697*, Zaïre, Bugobe (Terr. Kabare), 18.01.1957 ; **Ech. n° 3** : *Gutzwiller 775*, Zaïre, Bohanda (Terr. Masisi), 29.03.1957 ; **Ech. n° 4** : *Humbert 7950* ter, Zaïre, Kivu, Niragongo, 03.1929 ; **Ech. n° 5** : *Symoens 5375*, Rwanda, Shangugu, 07.02.1958 ; **Ech. n° 6** : *Lewalle 5124*, Burundi, Tora, 3°41′-29°35′, 07.02.1971 ; **Ech. n° 7** : *Alluaud 235*, Kenya, Mont Kenya (08.02.1912) ; **Ech. n° 8** : *Maas Gesteranus 5778*, Kenya, 0°36′-35°18′, 14.08.1949.

Ce caractère polysperme est retenu pour définir la Section *Palaeopsyllium* (PILGER, 1937), alors que le caractère disperme, auquel une importance de premier ordre est parfois accordée (RAHN, 1978), caractérise le sous-genre *Psyllium (sensu* RAHN : (Juss.) Harms & Reiche).

Les différentes capsules se rencontrent sur le même épi, de la base au sommet, dans une disposition qui paraît bien aléatoire, sur des plantes vigoureuses ou modestes.

Dans les loges où voisinent plusieurs graines, celles-ci sont appliquées l'une sur l'autre comme des tuiles se recouvrant partiellement de haut en bas. Il en résulte alors un certain tassement ou écrasement qui affectera la forme de la graine ainsi que l'ornementation de son tégument.







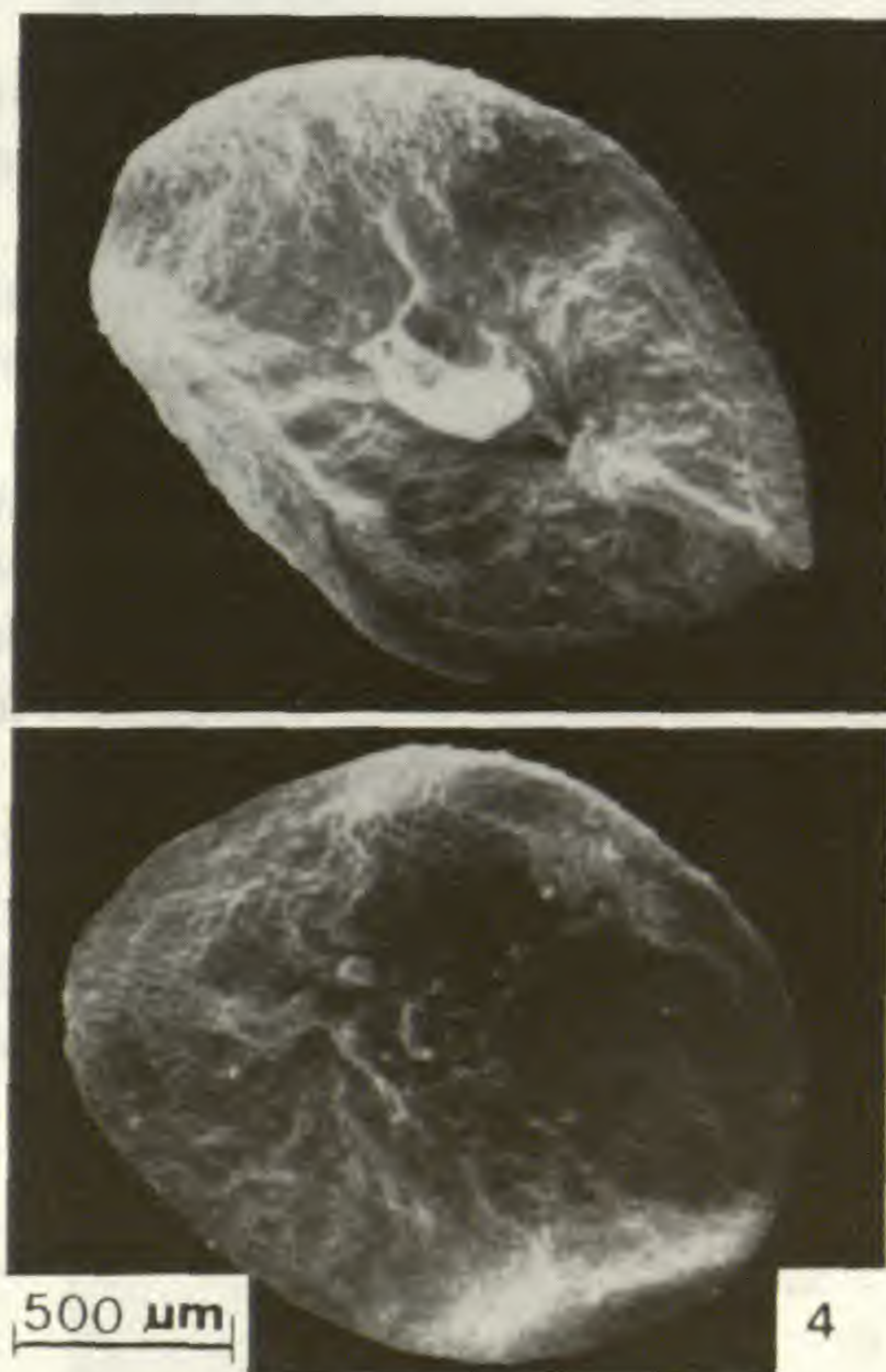


Fig. 2. — **Graines de *Plantago palmata*** : **1**, Ech. nº 1 (Cameroun), face dorsale × 30 ; **2**, Ech. nº 3 (Zaïre), face dorsale × 30 ; **3**, Ech. nº 4 (Zaïre, Kivu), face ventrale × 30 ; **4**, Ech. nº 5 (Rwanda), petites graines d'une loge polysperme × 30.

LA GRAINE

Lorsqu'elle occupe seule toute la loge carpellaire, la graine de *Plantago palmata* a une forme générale ovale (Fig. 2, *1* et *2*) convexe sur la face dorsale (externe) et plan-convexe sur la face ventrale ou placentaire (Fig. 2, *3*) marquée par un hile central peu profond. La partie supérieure (distale) est le plus souvent un peu moins large que la partie basale. Les dimensions sont comprises entre 2,0 et 2,7 mm de longueur et entre 1,1 et 1,4 mm de largeur.

Lorsque plusieurs graines se partagent la loge, elles prennent une forme moins régulière, avec des faces plus ou moins anguleuses (Fig. 2, *4*); les dimensions deviennent alors 1,7 × 1,2 mm.

A part cette exception, la forme de la graine est constante et permet de confirmer l'identité spécifique des échantillons examinés; les faibles variations de dimensions correspondant à des vigueurs différentes des plantes ou à des états de maturité des épis, ne sont pas significatives de différences taxonomiques.

L'aspect finement granuleux de la surface au faible grossissement correspond, au fort grossissement, à une ornementation très particulière, plus ou moins marquée selon les cellules, mais toujours présente sur toutes les graines, y compris celles de loges à plusieurs graines, et pour tous les spécimens examinés.

Les cellules irrégulièrement polygonales présentent des plis nombreux et fins, un peu sinueux et vaguement perpendiculaires aux membranes.

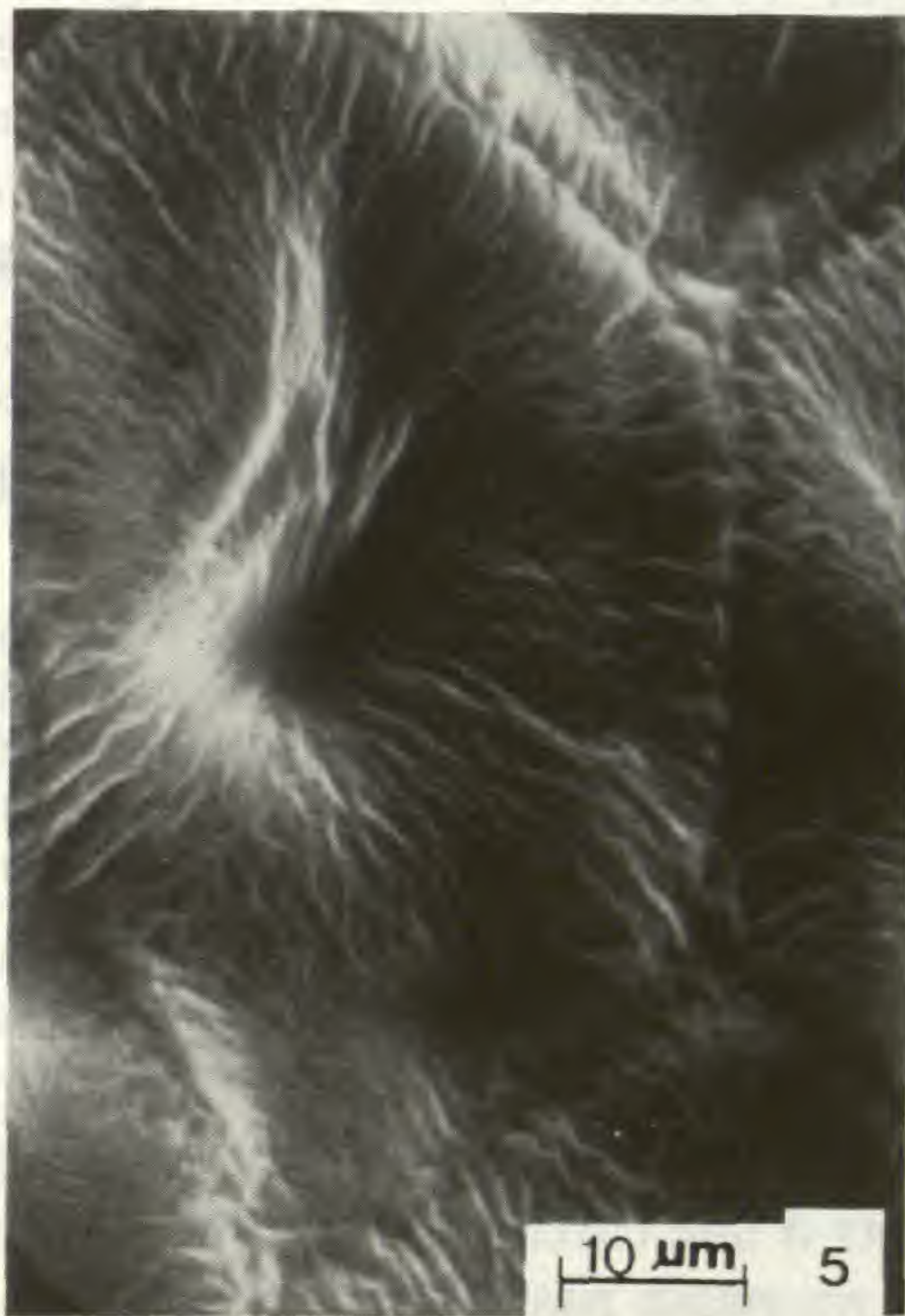
Au centre de la cellule, deux images peuvent se présenter : soit une élévation grossièrement conique ou « mamelon », parcourue des mêmes plissements que les pourtours (Fig. 3, *6, 7* et *8*); soit au contraire un enfoncement profond, strié, ou « ombilic » (Fig. 3, *5*).

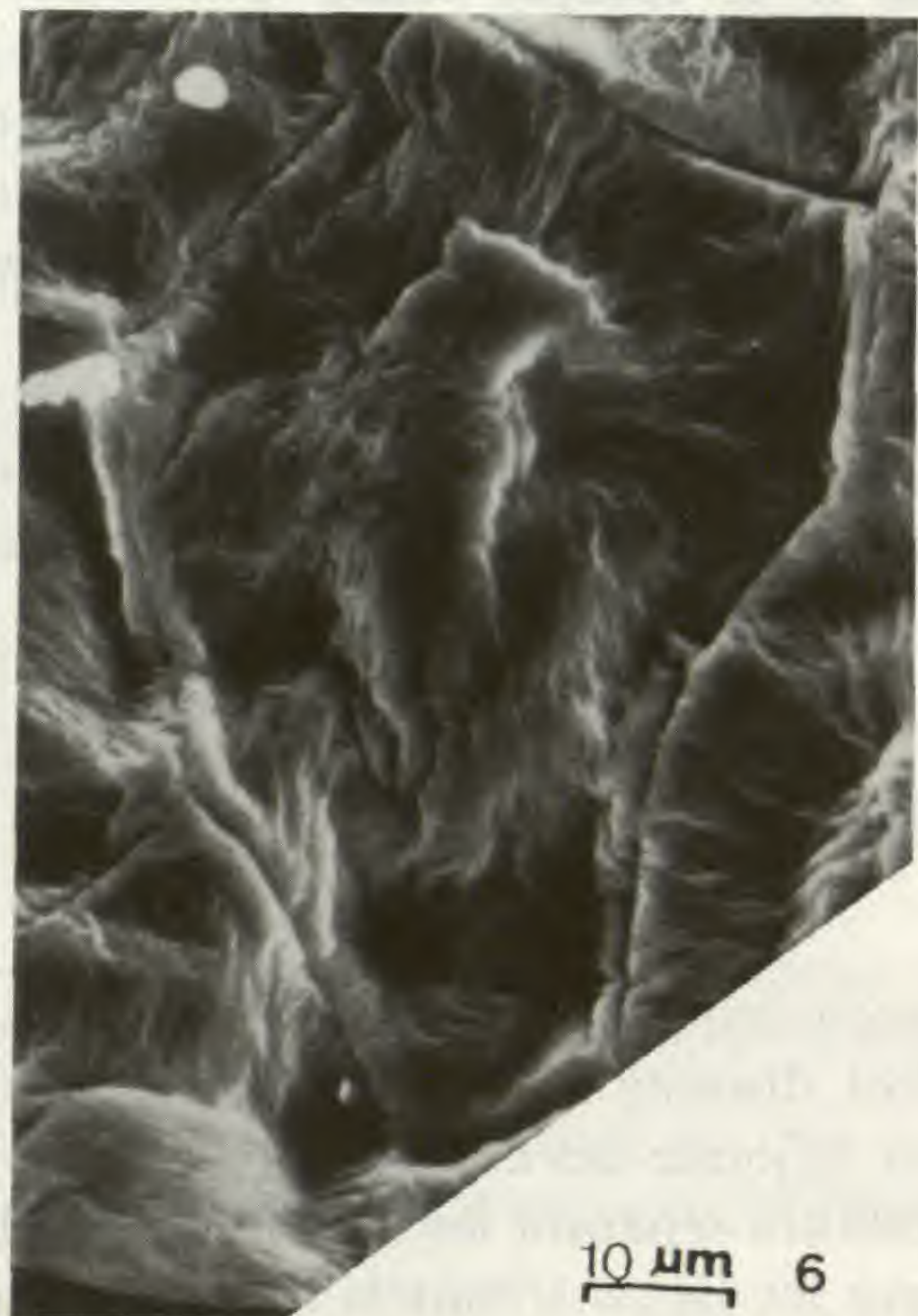
Les mamelons et les ombilics sont présents sur les deux faces des graines, sans avoir une disposition particulière; ils peuvent être bien marqués ou à peine apparents selon la taille des cellules et l'éventuel écrasement des graines. Néanmoins, ils sont si particuliers qu'ils sont toujours reconnaissables quelle que soit leur taille. De semblables ornementations de la surface n'ont été décrites sur aucune autre espèce de *Plantago* (Godeau, 1976; notre travail en cours sur 20 spp. du Maroc).

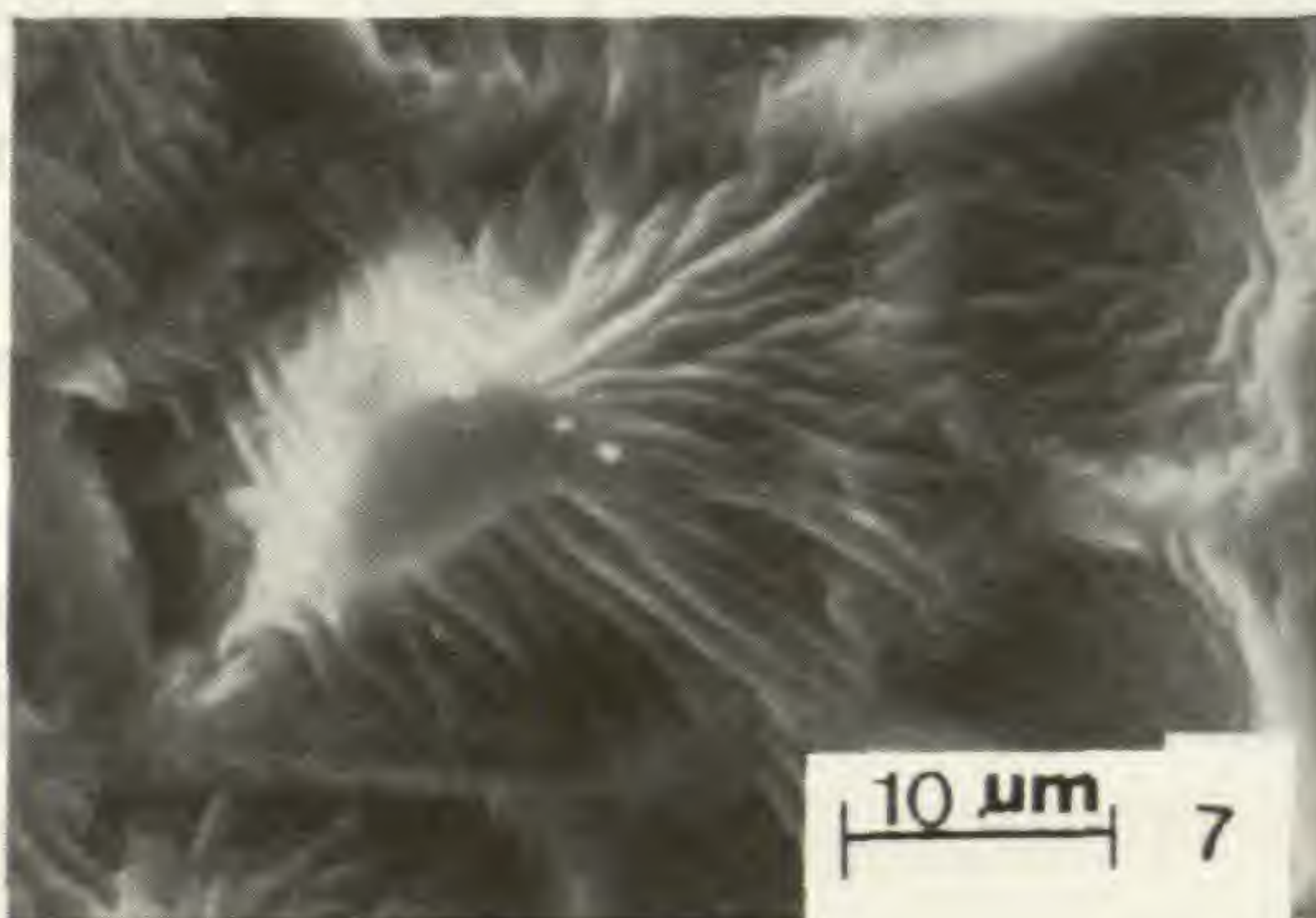
Si on peut déjà considérer que les formations tégumentaires à mamelon et ombilic sont caractéristiques de *Plantago palmata*, il est actuellement impossible d'attribuer une valeur taxonomique supérieure à ce type d'ornementation, aucune autre étude n'ayant été menée sur les 25 ou 26 autres espèces de la Section *Palaeopsyllium* (sauf l'espèce suivante).

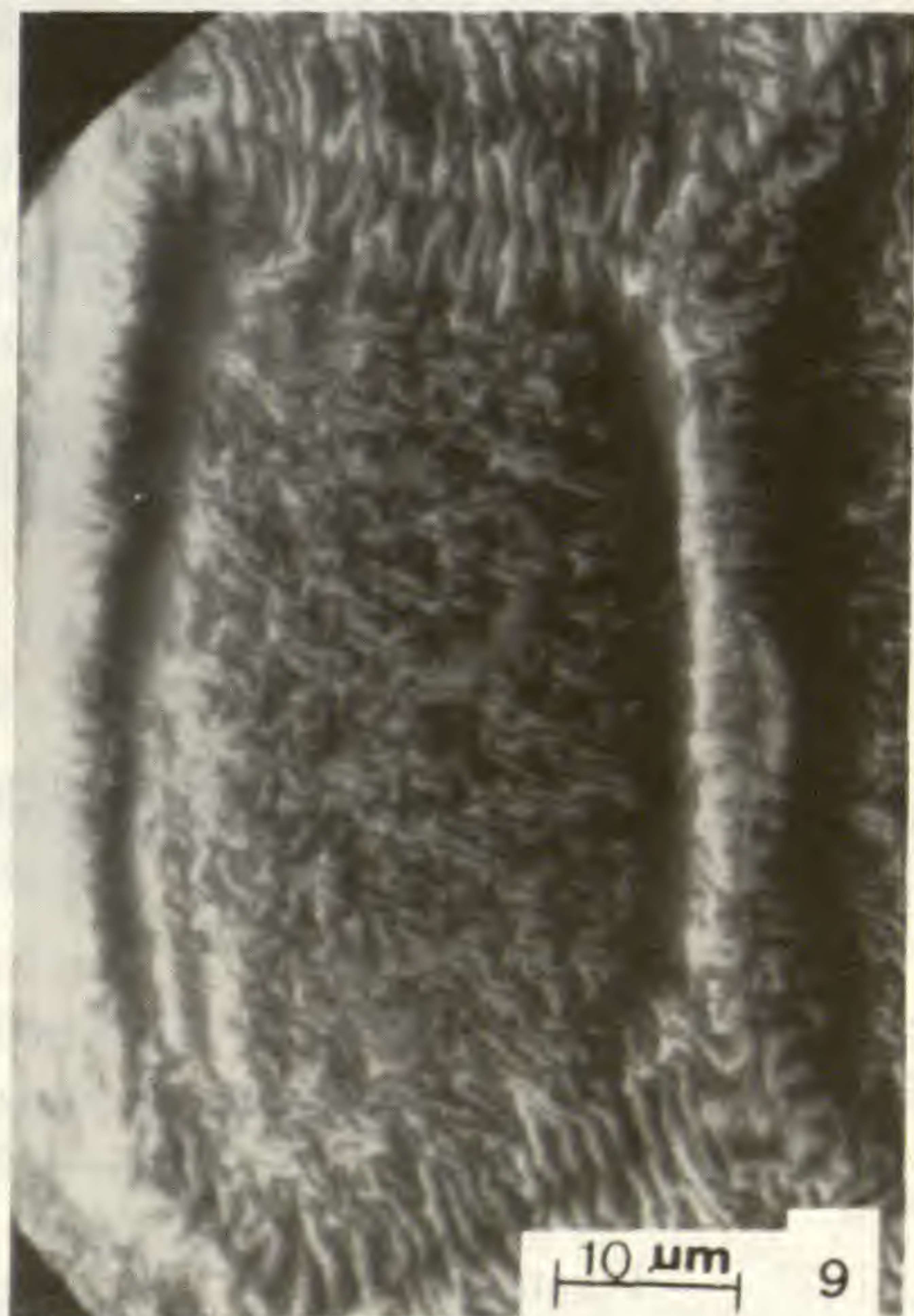
UNE ESPÈCE VOISINE, *PLANTAGO AFRICANA* VERDC.

La vigilance de B. Verdcourt lors de la révision du matériel, préparatoire à la publication des *Plantaginaceae* pour F.T.E.A. (Verdcourt, 1971), l'a amené à décrire une nouvelle espèce parmi les spécimens des montagnes de l'Est africain jusqu'alors indéterminés ou confondus avec *Plantago palmata* (Verdcourt, 1969).









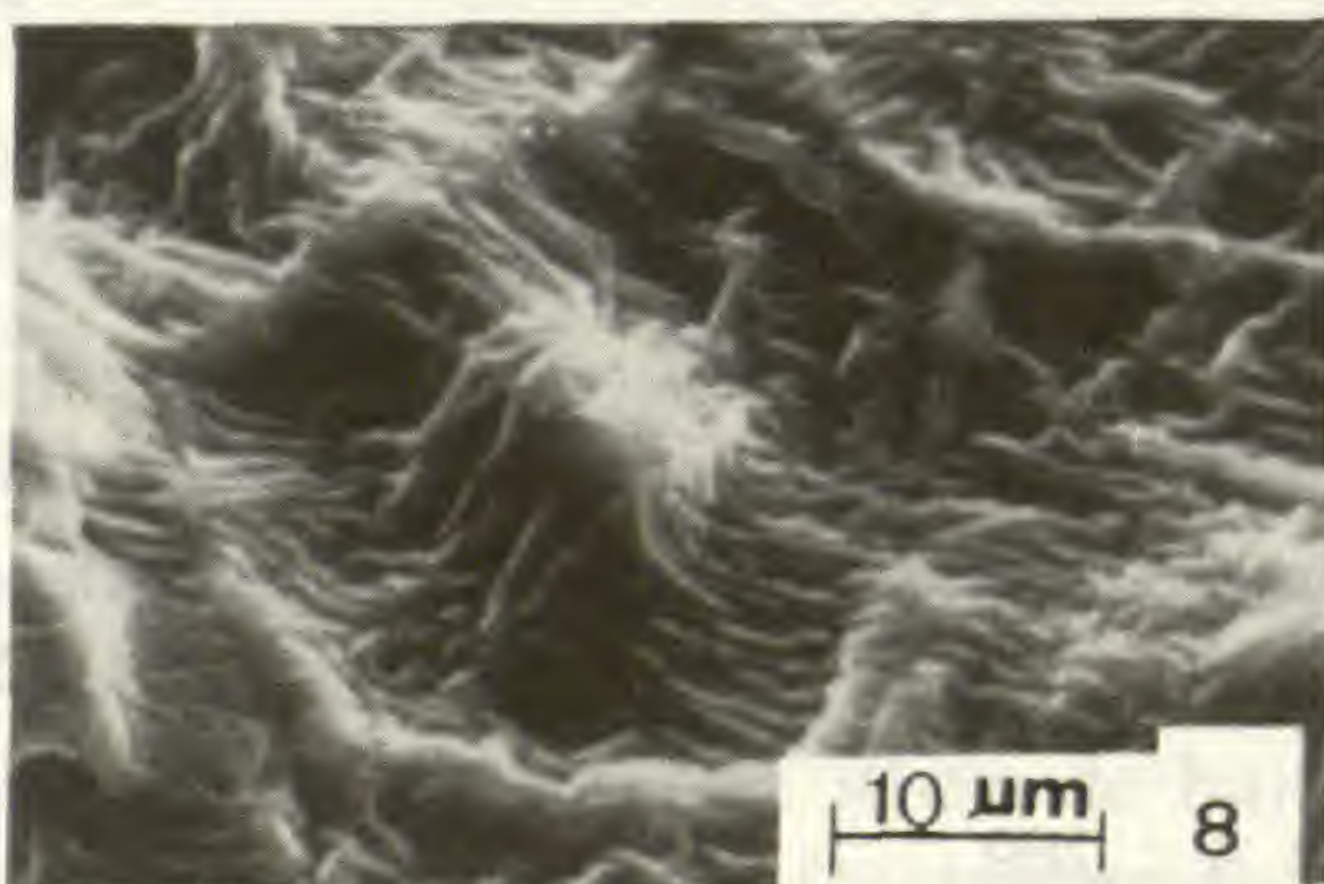


Fig. 3. — **Graines de *Plantago palmata*** : **5**, Ech. nº 3 (Zaïre), ombilic × 1200 ; **6**, Ech. nº 1 (Cameroun), mamelon × 1200 ; **7**, Ech. nº 2 (Zaïre), mamelon × 1200 ; **8**, Ech. nº 5 (Rwanda), mamelon × 1200. — **9**, **Graine de *Plantago africana***, cellule rectangulaire × 1200.

Nous avons pu étudier au MEB des graines prélevées sur un isotype de *Plantago africana* à BR (Ech. n° 8, Kenya, *Maas Gesteranus 5778*, 14.08.1949). La forme générale et les dimensions de ses graines ne présentent pas de particularités distinctives. Mamelons et ombilics sont également visibles sur la surface des graines des deux espèces et témoignent de leur affinité. En revanche, dans l'ornementation du tégument des graines de *P. africana*, on note la présence de cellules rectangulaires, sans relief accusé mais dont les parois sont traversées par de faibles sillons perpendiculaires, surtout bien repérables sur la face ventrale (Fig. 3, *9*).

La comparaison des images des graines de *Plantago palmata* et de *P. africana* confirme la proximité des deux espèces, mais aussi la validité de la distinction de *P. africana*, qui jusqu'à présent est signalé seulement au Kenya et en Ethiopie.

CONCLUSION

L'examen comparatif de graines de *Plantago palmata* provenant de massifs montagneux africains fort distants n'apporte malheureusement aucune nouvelle hypothèse expliquant la distribution disjointe des espèces afromontagnardes ; il est bien certain que son absence sur les quelque 2000 km séparant les massifs ne résulte pas d'une carence de récolte, car cette espèce, sans occuper les hauts sommets d'accès difficile, ne passe pas inaperçue dans les abords de villages, les talus herbeux ou humides au bord des routes, les prairies anthropisées.

La précision spectaculaire des images de graines en MEB montre la validité des caractères retenus par la morphologie classique : forme générale, dimensions, ornementation des téguments. Des détails inédits (ombilics et mamelons) prennent une valeur diagnostique, ayant été identifiés au fort grossissement dans tous les échantillons examinés, dispersés dans l'aire de l'espèce.

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient Monsieur L. GERLACHE, pour la réalisation des microphotographies en microscopie électronique à balayage.

BIBLIOGRAPHIE

BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1977. — The scanning electron microscope and X-ray analysis in the study of seeds ; a bibliography covering the period of 1967-1976. *Scan. Electr. Micro.* II : 697-712.

GODEAU, M., 1976. — Etude phytodermologique au microscope électronique à balayage de semences de quelques taxons du littoral armoricain. *Actes 97e C. Nat. Soc. Sav.* (Nantes, 1972), Sciences, 4 : 391-400.

PILGER, R., 1937. — Plantaginaceae, in *Pflanzenreich* 4 : 269.

RAHN, K., 1978. — Nomenclatorial changes within the genus Plantago L., infraspecific taxa and subdivisions of the genus. *Bot. Tidsskr.* 73 (2) : 106-111.

VERDCOURT, B., 1969. — A new Plantain from East Africa. *Kew Bull.* 23 : 507-509.

VERDCOURT, B., 1971. — Plantaginaceae, in *F.T.E.A.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 413-416.

Un *Kleinia* nouveau (*Asteraceae*) d'Ethiopie méridionale

J.-P. LEBRUN & A. L. STORK

Résumé : Description du *Kleinia gypsophila* nouvelle espèce d'Ethiopie méridionale affine de *Kleinia dolichocoma* Jeffrey, dont elle diffère par ses capitules plus petits portés par des pédoncules de 31 à 47 mm de longueur (et non de 16 à 23 mm) ; ceux-ci égalent ou dépassent la longueur des capitules (pappus compris) qui mesurent de 30 à 38 mm ; par ses bractées de l'involucre plus courtes, longues de 10 mm et non de 21 mm. Croît sur gypse.

Summary : Description of *Kleinia gypsophila*, a new species from southern Ethiopia related to *K. dolichocoma* Jeffrey, from which it differs by its smaller inflorescences borne on long peduncles (31-47 mm long versus 16-23 mm). Phyllaries 10 mm long (in *K. dolichocoma* 21 mm). Peduncles equalling or longer than capitula in fruit, pappus inclusive (30-38 mm long). The species grows on gypsum.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort, Cedex, France.
Adélaïde L. Stork, Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH 1292 Chambésy (GE), Suisse.

Cette curieuse espèce, par ses capitules longuement pédonculés (jusqu'à 47 mm), mais ligneuse, arbustive, constitue une sorte d'intermédiaire entre les sous-genres *Kleinia* et *Notonia* ; il s'agit bien d'un *Kleinia* car ses feuilles sont succulentes (mais pas les tiges) et les bras des styles sont bien terminés par un appendice vascularisé.

Kleinia gypsophila J.-P. Lebrun & A. L. Stork, *sp. nov.*

K. dolichocomae C. Jeffrey *affinis sed ab hac differt capitulis longe pedunculatis, pedunculis 31-47 mm longis. Pedunculi capitulis fructificantibus, 30-38 mm longis, aequilongi vel longiores. Phyllaria breviora, 10 mm longa.*

TYPUS : *Rippstein 1232*, Ethiopie, Harrar, 84 km W-NW Goddé (ca. 6° N-44°10' E), sur gypse avec *Sporobolus ruspolianus* et *Chloris virgata*, formation très limitée en surface, 25.11.1972 (holo-, ALF).

Ligneuse vivace de plus de 30 cm de hauteur (échantillon complet inconnu ; Fig. 1). Tiges atteignant 7 mm de diamètre (certainement plus à la base), à écorce brun-clair, fendillée longitudinalement. Limbes ovales, jusqu'à 37 mm de longueur sur 20 mm de largeur ; un peu décurrent sur un pétiole long de 3 mm ; feuilles crassulescentes isolées ou groupées par deux, finalement caduques de sorte à laisser sur les tiges des moignons alternes, formés des bases des pétioles tombés, ornés d'une touffe de poils en leur centre.

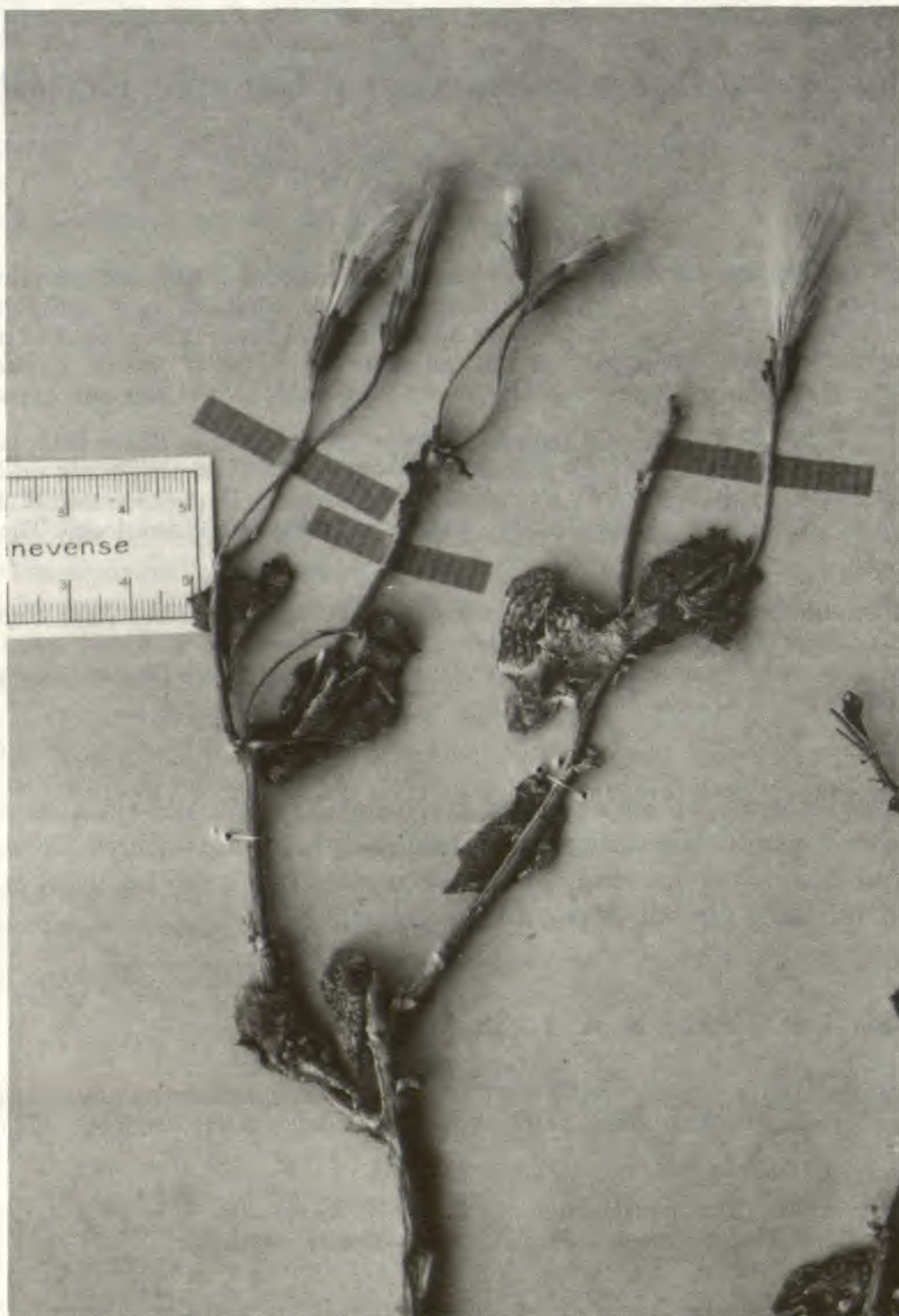


Fig. 1. — **Kleinia gypsophila** : aspect général.

Inflorescences naissant (Fig. 2) à l'extrémité de rameaux latéraux presque horizontaux et de rameaux terminaux dressés. Cette inflorescence est constituée de deux capitules très longuement pédonculés (jusqu'à 47 mm de longueur). Capitule long de 35 à 40 mm (pappus compris), constitué de 6 bractées pointues, à pointe ployée vers l'extérieur, longues de 10 mm, larges d'environ 2,5 mm, formées d'une partie centrale opaque, bordées de deux ailes scarieuses, blanches. Deux bractéoles opposées à la base des bractées, très inégales en longueur, l'une de 7 mm, l'autre seulement de 5. Fleurs tubuleuses pouvant atteindre 18 mm de longueur, de couleur non identifiable sur le sec.

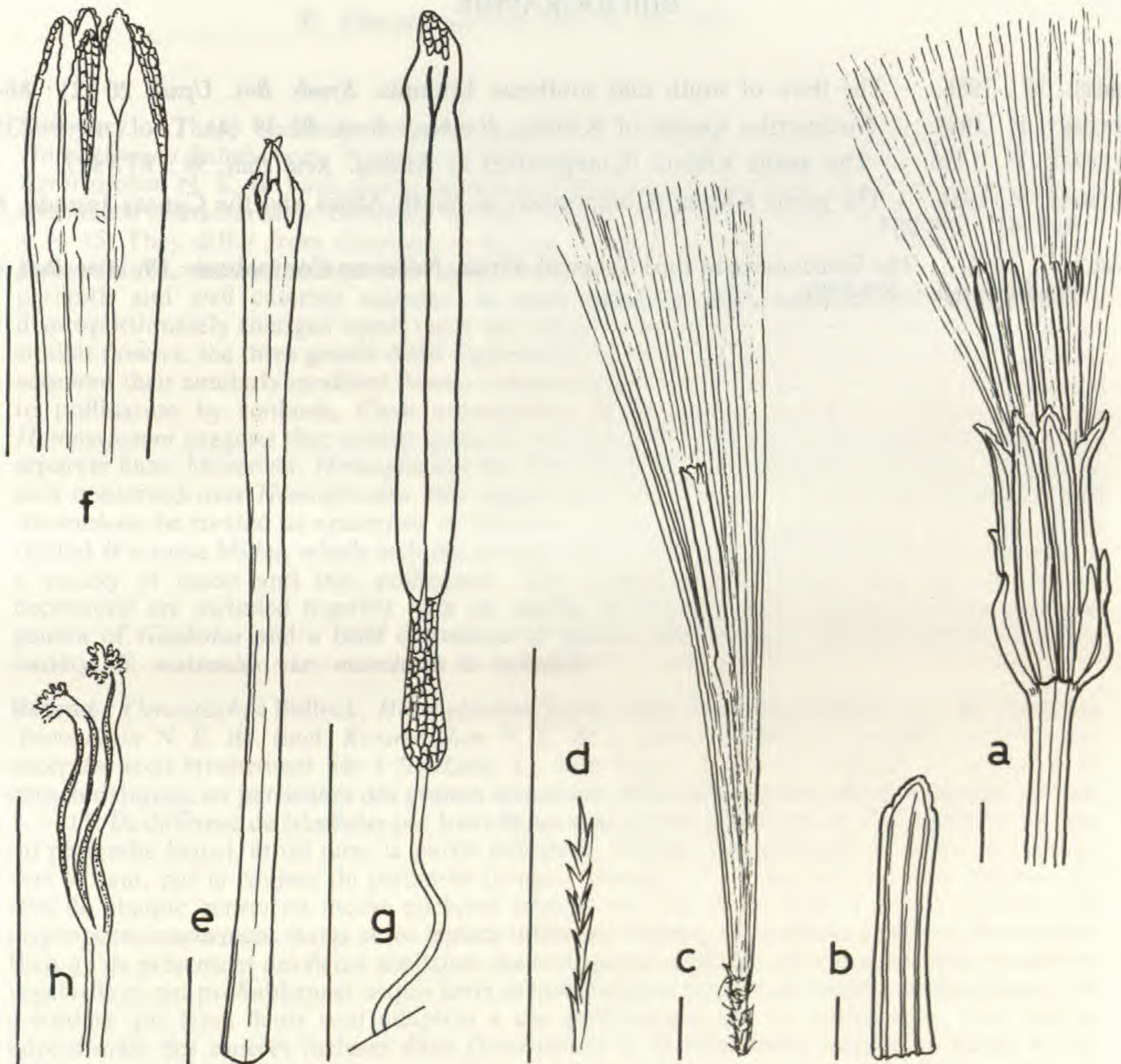


Fig. 2. — **Kleinia gypsophila** : **a**, capitule en fruit ; **b**, bractée de l'involucre ; **c**, fruit, fleur et pappus ; **d**, sommet d'une soie du pappus ; **e**, fleur tubulaire ; **f**, sommet de la fleur ; **g**, étamine ; **h**, sommet du style et stigmates. Chaque trait d'échelle correspond à 2 mm.

Cette intéressante espèce complète la série de plantes curieuses qui semblent liées au gypse en Ethiopie méridionale : *Cyphostemma betiforme, Commiphora erosa, C. sessiliflora, Gossypium benadirense, Indigofera gyrata, Reseda gilgiana, Trichodesma hildebrandtii.*

Monsieur C. JEFFREY, des Jardins Royaux de Kew, auteur d'une étude consacrée aux *Kleinia* d'Afrique orientale a bien voulu nous faire profiter de son expérience particulière de ce genre difficile et encore incomplètement connu; qu'il veuille bien accepter ici nos sincères remerciements. Notre reconnaissance va aussi à Madame Danielle WUST-CALAME pour le dessin.

BIBLIOGRAPHIE

GILBERT, M., 1986. — The flora of south and southeast Ethiopia. *Symb. Bot. Upsal.* 26 (2) : 86-93.

HALLIDAY, P., 1984. — Noteworthy species of Kleinia. *Hooker's Icon. Pl.* 39 (4), 1 vol., IV + 135 p.

HALLIDAY, P., 1986. — The genus Kleinia (Compositae) in Arabia. *Kew Bull.* 39 : 817-827.

HALLIDAY, P., 1986. — The genus Kleinia (Compositae) in North Africa and the Canary Islands. *Kew Bull.* 41 : 279-285.

JEFFREY, C., 1986. — The Senecioneae in East Tropical Africa. Notes on Compositae : IV. *Kew Bull.* 41 : 873-943 (*vide* : 923-929).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 417-428.

The reduction of *Oenostachys, Homoglossum* and *Anomalesia*, putative sunbird pollinated genera, in *Gladiolus* L. (*Iridaceae-Ixioideae*)

P. GOLDBLATT & M. P. DE VOS

Summary : Three currently accepted genera of *Iridaceae-Ixioideae, Oenostachys* Bullock, *Homoglossum* Salisb. (syn. *Petamenes* Salisb. ex J. W. Loud.) and *Anomalesia* N. E. Br. (incl. *Kentrosiphon* N. E. Br.) are closely related to *Gladiolus* L., and share with it the same series of specialized characteristics, including broadly winged seeds and a basic chromosome number of $x = 15$. They differ from *Gladiolus* in having similarly specialized flowers, with a dimorphic perianth tube, slender below and abruptly widening into a cylindrical upper part, a red to orange perianth and well exserted stamens. In each genus at least some of the species have a disproportionately enlarged upper tepal and reduced, sometimes scale-like, lower tepals. Despite similar flowers, the three genera differ significantly in their vegetative features and they probably acquired their similarly modified flowers independently. These flowers are thought to be adapted to pollination by sunbirds. Close examination of the species included in *Oenostachys* and *Homoglossum* suggests that neither genus is monophyletic and that each comprises at least two separate lines. Moreover, *Homoglossum* has been found to have an earlier synonym, *Petamenes*, now conserved over *Homoglossum*. We suggest that *Oenostachys, Homoglossum-Petamenes* and *Anomalesia* be treated as synonyms of *Gladiolus*. Such treatment is consistent with that of the related *Watsonia* Miller, which includes species with a wide range of different flowers adapted to a variety of insect and bird pollinators. The nomenclatural changes that our conclusions necessitate are included together with an outline of the taxonomic history of these segregate genera of *Gladiolus* and a brief discussion of species relationships. The description of a new variety, *G. watsonius* var. *maculosus* is included.

Résumé : *Oenostachys* Bullock, *Homoglossum* Salisb. (syn. *Petamenes* Salisb. ex J. W. Loud.) et *Anomalesia* N. E. Br. (incl. *Kentrosiphon* N. E. Br.), genres d'*Iridaceae-Ixioideae* actuellement acceptés, sont étroitement liés à *Gladiolus* L., avec lequel ils ont en commun un ensemble de caractéristiques, en particulier des graines largement ailées et le nombre chromosomique de base $x = 15$. Ils diffèrent de *Gladiolus* par leurs fleurs spécialisées présentant un dimorphisme du tube du périanthe lequel, étroit dans la partie inférieure, s'élargit brusquement en forme de cylindre vers le haut, par la couleur du périanthe (rouge à orange), et par les étamines bien exsertes. Au sein de chaque genre, au moins quelques espèces ont des fleurs dont le tépale supérieur est disproportionnellement élargi et les tépales inférieurs réduits, ressemblant parfois à des écailles. Bien qu'ils présentent des fleurs similaires, les trois genres diffèrent entre eux par leurs caractères végétatifs et ont probablement acquis leurs caractéristiques florales de manière indépendante. On considère que leurs fleurs sont adaptées à une pollinisation par les souïmangas. Une analyse approfondie des espèces incluses dans *Oenostachys* et *Homoglossum* suggère qu'aucun de ces deux genres n'est monophylétique et qu'ils comprennent chacun au moins deux lignées séparées. De plus, *Homoglossum* possède un synonyme antérieur, *Petamenes*, qui a été utilisé à l'encontre de *Homoglossum*. Les auteurs suggèrent de mettre en synonymie *Oenostachys, Homoglossum-Petamenes* et *Anomalesia* sous *Gladiolus*. Un tel traitement est compatible avec celui du genre *Watsonia* Miller qui renferme des espèces ayant une grande diversité de fleurs adaptées à

plusieurs modes de pollinisation par les insectes et les oiseaux. Les changements nomenclaturaux nécessités par ces conclusions sont établis; un aperçu de l'histoire taxonomique de ces genres réunis dans *Gladiolus* et une brève discussion à propos des affinités spécifiques sont présentés. Une nouvelle variété, *G. watsonius* var. *maculosus*, est décrite.

Peter Goldblatt, B.A. Krukoff Curator of African Botany, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A. and Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Miriam P. de Vos, c/o Botany Department, University of Stellenbosch, Stellenbosch 7600, South Africa.

INTRODUCTION

The large genus *Gladiolus* L. comprises some 180 species of *Iridaceae-Ixioideae* distributed across Africa, Madagascar and Eurasia. It is centered in southern Africa where the taxonomy is well known and some 113 species are recognized (LEWIS et al., 1972; GOLDBLATT & VLOK, 1989). *Gladiolus* is also well represented in tropical Africa but here the taxonomy is confused and species limits of many taxa are disputed or have yet to be established satisfactorily. *Gladiolus* is almost certainly monophyletic, and well defined in subfamily *Ixioideae* by the following basic characters : herbaceous floral bracts; a secund spike; simple but apically expanded style branches; and seeds with a prominent circumferential wing. In addition, all species so far examined also have the same basic chromosome number, $x = 15$, unusual in the family (GOLDBLATT, 1971).

The same base number and identical suite of characters are also found in *Homoglossum* Salisb. (1866) [= *Petamenes* Salisb. ex J. W. Loud. (1841), with 10 species in the Cape region of southern Africa (DE VOS, 1976)]; *Anomalesia* N. E. Br. (1932) [incl. *Kentrosiphon* N. E. Br. (1932)], with 3-4 species of Namibia and western and southern South Africa (GOLDBLATT, 1971); and *Oenostachys* Bullock (1930), with 4-6 species in tropical Africa and northern Namibia. These genera are universally acknowledged to be closely related to *Gladiolus* (LEWIS, 1954; GOLDBLATT, 1971, 1990; DE VOS, 1976) and have until now been considered generally to be monophyletic assemblages conveniently segregated from the larger genus, and related to different species or species groups in *Gladiolus*.

Homoglossum, *Anomalesia* and *Oenostachys* have broadly similar flowers, notably different from those found in *Gladiolus* as currently circumscribed (LEWIS et al., 1972). The basic specializations in all species of the three genera (Fig. 1) include : a dimorphic perianth tube with a narrow, cylindric lower part, abruptly expanded into a broadly cylindric upper part; a prominent, horizontally extended upper tepal; well exserted, more or less horizontally extended stamens with anthers lying under or beyond the upper tepal; and a bright red, or occasionally partly or entirely orange perianth. Such flowers are thought to be adapted for sunbird pollination (cf. VOGEL, 1954; REBELO, 1987; GOLDBLATT, 1989). Among the southern African *Iridaceae* similarly modified flowers occur in some species of *Watsonia* Miller (GOLDBLATT, 1989), and in all the species of *Antholyza* L., *Anapalina* N. E. Br. and *Chasmanthe* N. E. Br., each most closely related to ancestors with short- or long-tubed, predominantly insect pollinated flowers (LEWIS, 1954; GOLDBLATT, 1971).

The value of according generic status to the minor segregates of *Gladiolus* has grown

increasingly doubtful and we are now convinced that it is not only unnecessary but undesirable to maintain them. Each is here reduced to synonymy in *Gladiolus*. The history of each assemblage is confused, and intertwined so that a review of their common history is necessary. Each species cluster is briefly discussed together with a review of the component species and the necessary nomenclatural changes that we propose. We have also taken this opportunity to describe a new variety of *Gladiolus* (*Homoglossum*) *watsonius* Thunb.

HISTORY

Species of *Iridaceae* with extremely zygomorphic flowers with a dimorphic perianth tube, prominent upper tepal and red perianth, as described above, were often in the past routinely placed in the genus *Antholyza* L., although the exact circumscription of the genus varied considerably (THUNBERG, 1820; BAKER, 1892, 1896, 1898). Only species of *Watsonia* Miller, the type of which has just such flowers, were treated as a separate genus and by 1892 *Watsonia* thus included both actinomorphic and zygomorphic, short- and long-tubed species. However, as more plants with an *Antholyza*-type flower were discovered, and species relationships began to be more critically evaluated, it became increasingly clear that *Antholyza*, even excluding *Watsonia* and *Homoglossum*, described in 1866 and sometimes accorded generic status, was an unnatural and unacceptable assemblage. BROWN (1932) made a major effort to remedy the situation by dividing *Antholyza* into what he considered were natural genera, nine in total, although he did not elaborate on their relationships.

His solution was endorsed by LEWIS (1954) who demonstrated on the basis of comparison of vegetative characteristics, the relationships of all of BROWN's genera. Among these, *Petamenes, Homoglossum, Anomalesia*, and *Kentrosiphon*, are allied to *Gladiolus* (GOLDBLATT, 1971). All have the circumferentially winged seeds, secund spike and basic chromosome number of $x = 15$ (GOLDBLATT, 1971) that define the genus, but each shares with certain species of the latter, similarities in the morphology of either the corm tunics, leaf, bracts or capsule.

As circumscribed by BROWN, *Petamenes* included largely tropical African species. The type, *P. abbreviatus* is, however, a Cape plant, and was considered by GOLDBLATT (1971) to be most closely related to species of the Cape genus *Homoglossum* to which it was accordingly transferred. GOLDBLATT placed the tropical species of *Petamenes* sensu BROWN in *Oenostachys* Bullock (1930), until then monotypic, and peculiar in its large wine-coloured floral bracts that conceal all except the tips of the largely pale coloured, long-tubed, *Petamenes*-like flowers. GOLDBLATT (1971) also merged *Anomalesia* and *Kentrosiphon*. The assumption at that time was that *Homoglossum, Oenostachys* and *Anomalesia* were each monophyletic, related to different lines within *Gladiolus* and that their maintenance had merit in taxonomic utility.

Since then it has been discovered that *Petamenes* is an earlier name than *Homoglossum* (MABBERLEY, 1980) and a proposal to conserve *Homoglossum* (DE VOS, 1984), was rejected (BRUMMITT, 1987), so that species of *Homoglossum* should now be transferred to *Petamenes* if the assemblage is to continue to be treated as separate from *Gladiolus*. Also, it now seems possible, even likely, that neither *Homoglossum* nor *Oenostachys*, as currently circumscribed, is monophyletic, an aspect that is discussed below. It seems clear that it is no longer useful and

actually undesirable to continue to recognize *Homoglossum-Petamenes* or *Oenostachys*. Consistency compels the same treatment for *Anomalesia*.

HOMOGLOSSUM-PETAMENES, AND THE *UNIFOLIATAE* GROUP OF *GLADIOLUS*

Apart from their similarly modified flower, the outstanding feature of the species of *Homoglossum* sensu DE VOS (1976) is their solitary basal foliage leaf, a characteristic shared with the informal taxonomic group *Unifoliatae* of *Gladiolus* (LEWIS et al., 1972). The species of section *Homoglossum* have leaves with somewhat to heavily thickened and raised margins and midribs that are very reminiscent of a group of the *Unifoliatae* species that includes *G. carinatus, G. gracilis* and *G. tristis* amongst others. However, those of *Homoglossum* section *Linearifolium* have nearly plane leaves without raised and thickened margins and midrib. Of these *H. guthriei* and *H. merianellum* have plane leaves with scattered pubescence. The species of section *Linearifolium* may not be immediately related to the other members of the *Homoglossum* group but may be more closely allied to Cape species of *Gladiolus* such as *G. punctulatus, G. aureus* and the hysteranthous leafed *G. brevifolius*. *Gladiolus aureus* resembles particularly closely *H. merianellum* in its corms, seeds and leaf morphology (LEWIS et al., 1972). That *Homoglossum* as currently circumscribed may not be monophyletic provides additional justification for its reduction in *Gladiolus*.

Homoglossum is centered in the SW Cape region of South Africa (DE VOS, 1976), an area of extraordinary speciation and radiation in *Iridaceae* (GOLDBLATT, 1978; BOND & GOLDBLATT, 1984). It is also an area where sunbird pollination is particularly frequent in the family and, excepting SW Australia, is conspicuous compared with other areas of the world with similar climates (VOGEL, 1954; REBELO, 1987). We conclude that strong selection for this form of pollination in the SW Cape has resulted in the proliferation of species of *Iridaceae* with flowers adapted for sunbird pollination. However, there is no *a priori* justification for the segregation such species in separate genera when their immediate allies are known and they differ only in their adaptations for a particular type of pollination. The example of *Watsonia* (also *Ixioideae*) is a useful parallel. Floral variation in this genus of 52 species is extensive (GOLDBLATT, 1989). Flowers range from actinomorphic to bilabiate, usually with a short tube, and with shortly exserted stamens and a pink to purple perianth, to long-tubed and zygomorphic with a red perianth and well exserted stamens. There has never been any perceived need to segregate species with these different flower types in separate genera since the late 19th century (BAKER, 1896 : 99). Thus the inclusion of *Homoglossum-Petamenes* in *Gladiolus* seems fully justified in the current treatment of at least one other genus of African *Iridaceae*. We suggest that other genera, not only of *Iridaceae*, that appear to be based on floral adaptations for bird pollination alone be critically evaluated in the light of the examples of *Watsonia* and *Gladiolus*.

Species transferred to *Gladiolus* are as follows. New combinations are provided where necessary and are so indicated with only the basionyms cited; where a new combination is not needed we present the synonym in *Homoglossum*. The full synonymy for all species is available in DE VOS (1976) and is not repeated here. The species are arranged below following DE VOS's treatment. The name *Homoglossum* (= *Gladiolus*) *merianellum* is illegitimate (GOLDBLATT, 1989 : 114) and we propose a new name *G. bonaespei* for this Cape Peninsula endemic. Its only

legitimate synonym is *Watsonia pilosa* Klatt but the epithet *pilosus* has already been used in *Gladiolus*. New names in *Gladiolus* are also provided for *H. guthriei* (*G. overbergensis*) and *H. muirii* (*G. teretifolius*). We include the description of a new variety of *G. watsonius*, var. *maculosus*.

1. **Gladiolus priorii** (N. E. Br.) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza priorii* N. E. Br., Kew Bull. 1929 : 244 (1929).

2. **Gladiolus bonaespei** Goldbl. & de Vos, *nom. nov.*

— *Watsonia pilosa* Klatt, Trans. S. African Phil. Soc. 3 : 200 (1885), *non Gladiolus pilosus* Ecklon (1827).
— *Homoglossum merianellum* sensu auct. (e. g., Baker, 1896 ; de Vos, 1976), *nom. illeg. superfl. fide* Goldblatt, 1989).

3. **Gladiolus overbergensis** Goldbl. & de Vos, *nom. nov.*

— *Antholyza guthriei* L. Bolus, Ann. Bolus Herb. 3 : 12 (1920), *non Gladiolus guthriei* F. Bolus (1917).

4. **Gladiolus vandermerwei** (L. Bolus) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza vandermerwei* L. Bolus, J. Bot. (London) 69 : 14 (1931).

5. **Gladiolus watsonius** Thunb., Diss. de Gladiolo : 167 (1784).

— *Homoglossum watsonium* (Thunb.) N. E. Br., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 278 (1932).

G. watsonius var. **maculosus** de Vos & Goldbl., *var. nov.*

A varietate typica floribus pallide vel intense daucinis, tubo perigonii in parte lata segmentisque lateritio-maculosis, florentis augusto.

Type : *H. & R. Ferreira s.n., sub de Vos 2711*, South Africa, Cape Prov., Kapteinskloof, rocky hillsides on farm Banghoek (3218-DA) (holo-, STE ; iso-, NBG).

Variety *maculosus* differs from typical var. *watsonius* in its apricot-orange (or pale to bright carrot coloured) perianth, densely mottled with slightly elongated brick-red blotches on the wide upper portion of the perianth tube and on the tepals. Style branches apricot-orange. Known only from the type locality which is some 40 km distant from the nearest recorded site for var. *watsonius*.

An unnamed variety very similar to the present one was figured in CURTIS's Bot. Mag. 16 : *tab. 569* (1802), as *G. watsonius* var. B, with a short diagnosis.

6. **Gladiolus teretifolius** Goldbl. & de Vos, *nom. nov.*

— *Antholyza muirii* L. BOLUS, Ann. Bolus Herb. 3 : 12 (1920), *non Gladiolus muirii* L. BOLUS (1915).

7. **Gladiolus quadrangularis** (Burm. f.) Aiton, Hort. Kew., ed. 2, 1 : 97 (1810).

— *Homoglossum quadrangulare* (BURM. f.) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 279 (1932).

8. **Gladiolus huttonii** (N. E. Br.) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Homoglossum huttonii* N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 278 (1932).

9. **Gladiolus fourcadei** (L. Bolus) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza fourcadei* L. BOLUS, Ann. Bolus Herb. 4 : 117 (1927).

10. **Gladiolus abbreviatus** Andr., Bot. Rep. 3 : *tab. 166* (1801).

— *Homoglossum abbreviatum* (ANDR.) GOLDBL., J. S. African Bot. 37 : 443 (1971).

ANOMALESIA AND ITS RELATIONSHIPS

Anomalesia was first recognized as a separate genus by SWEET (1830, 1831) as *Anisanthus*, a name considered by BROWN (1932) to be an illegitimate homonym for *Anisanthes* Willd. It includes the fairly common SW Cape, *A. cunonia*; the closely related *A. splendens*, from the western Karoo of South Africa; and *A. saccata*, which extends from northern Namibia to southern Namaqualand in South Africa. The two former have 2 or more plane, lanceolate basal leaves and large upper lateral tepals (e.g. Fig. 1, *3*) whereas *A. saccata* (Fig. 1, *4*) has 5-6 basal leaves and flowers with short, narrow upper lateral tepals which together with the three lower tepals, form a prominent spur. It seems rather different from *A. cunonia* and *A. splendens* in its flower but shares with them the unusual lower tepals which just diverge above the apex of lower part of the perianth tube so that the upper part of the tube is hardly developed (Fig. 1, *3, 4*). Their inclusion in one genus by GOLDBLATT (1971) on the basis of having spurred flowers is not satisfactory, for the pouch is so weakly developed except in *A. saccata* that it hardly merits this description. The relationships of the species assigned to *Anomalesia* are at present uncertain but there can be no doubt that the genus is a minor segregate of *Gladiolus* and is better included in the latter.

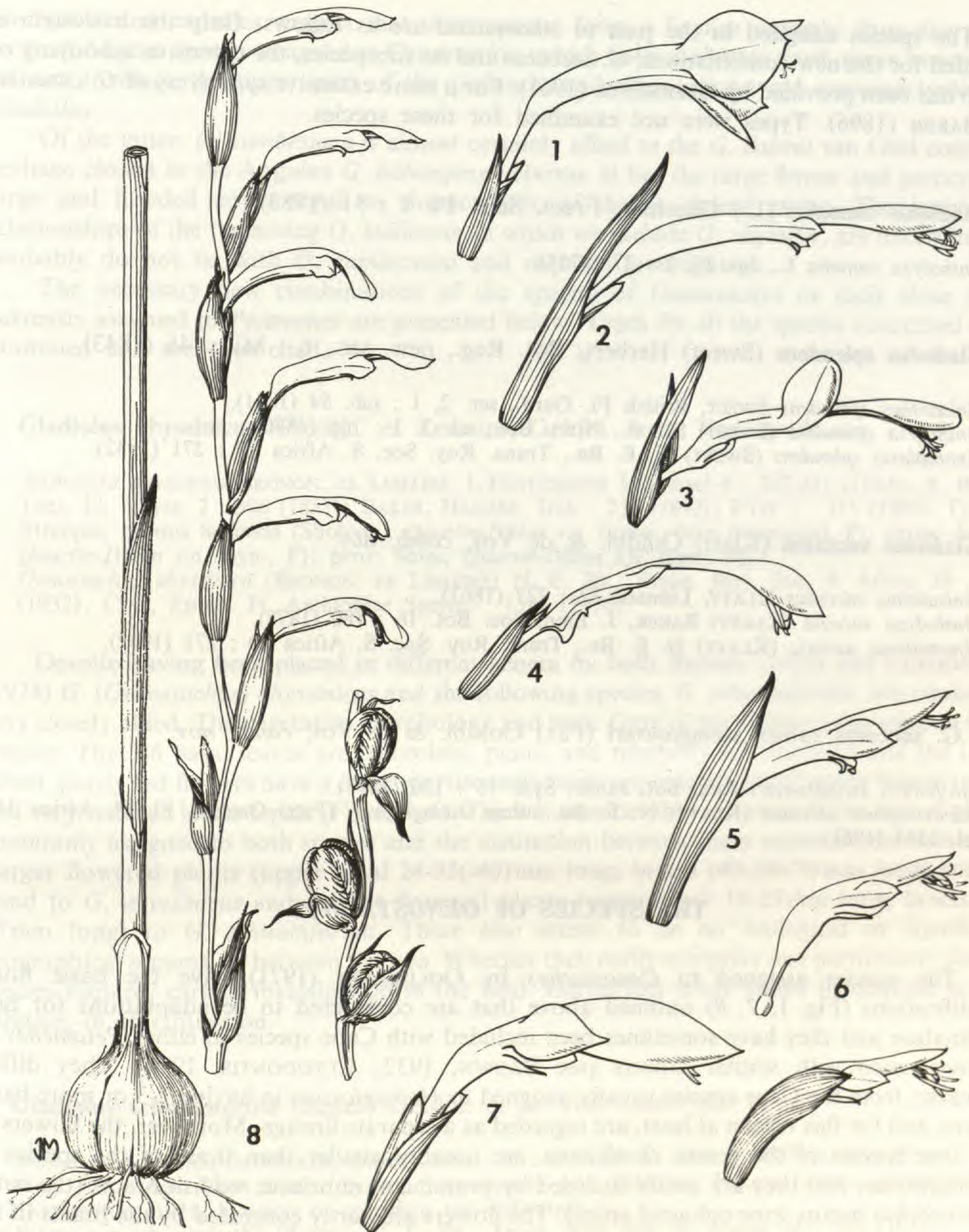


Fig. 1. — Flowers of selected species that were at one time assigned to either *Homoglossum*, *Oenostachys*, *Petamenes* or *Anomalesia* : **1**, *Gladiolus* (*Homoglossum merianellum*) *bonae-spei*; **2**, *G.* (*Homoglossum*) *abbreviatus*; **3**, *G.* (*Anomalesia*) *cunonius*; **4**, *G.* (*Anomalesia*) *saccatus*; **5**, *G.* (*Oenostachys*) *abyssinicus*; **6**, *G.* (*Petamenes*) *schweinfurthii*; **7**, *G.* (*Oenostachys zambeziaca*) *magnificus*; **8**, *G.* (*Oenostachys*) *huillensis*. All full size (Del. J. C. MANNING).

The species assigned in the past to *Anomalesia* are as follows. Only the basionym is provided for the new combinations, *G. saccatus* and its subspecies, the extensive synonymy of which has been provided by OBERMEYER (1961). For a more extensive synonymy of *G. cunonius* see BAKER (1896). Types were not examined for these species.

1. **Gladiolus cunonius** (L.) Gaertner, Fruct. Sem. Pl. 1 : 31 (1788).

— *Antholyza cunonia* L., Sp. Pl. 1 : 37 (1753).

2. **Gladiolus splendens** (Sweet) Herbert, Bot. Reg., new. ser., 6 : Misc. 46 (1843).

— *Anisanthus splendens* SWEET, British Fl. Gard., ser. 2, 1 : *tab. 84* (1831).
— *Antholyza splendens* (SWEET) STEUD., Nom. Bot., ed. 2, 1 : 106 (1840).
— *Anomalesia splendens* (SWEET) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 271 (1932).

3. **Gladiolus saccatus** (Klatt) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Anisanthus saccatus* KLATT, Linnaea 32 : 727 (1863).
— *Antholyza saccata* (KLATT) BAKER, J. Linn. Soc. Bot. 16 : 180 (1878).
— *Anomalesia saccata* (KLATT) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 271 (1932).

G. saccatus subsp. **steingroeveri** (Pax) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza steingroeveri* PAX, Bot. Jahrb. Syst. 15 : 156 (1893).
— *Kentrosiphon saccatus* (KLATT) N. E. BR. subsp. *steingroeveri* (PAX) OBERM., Fl. Pl. Africa 34 : pl. 1354 (1961).

THE SPECIES OF *OENOSTACHYS*

The species assigned to *Oenostachys* by GOLDBLATT (1971) have the basic floral modifications (Fig. 1, *7, 8*) outlined above that are considered to be adaptations for bird pollination and they have sometimes been included with Cape species in either *Petamenes* or *Homoglossum* with similar flowers (see BROWN, 1932; CUFODONTIS, 1974). They differ, however, from the Cape species usually assigned to *Homoglossum* in having 2-3 or more basal leaves, and for this reason at least, are regarded as a separate lineage. Moreover, the flowers of the type species of the genus, *O. dichroa*, are notably smaller than those of the species of *Homoglossum* and they are partly enclosed by prominent, imbricate reddish bracts (the name *Oenostachys* means wine-coloured spike). The flowers are partly concealed by the bracts in the Ethiopian and SW Arabian *O. abyssinica* and *O. schweinfurthii* and in all three the perianth is pale coloured where concealed and only red where exposed. These species are most probably related to the East African mountain species *G. watsonioides*, itself at one time included in *Antholyza*, and share with it globose capsule, rare in *Gladiolus*. The unusual specializations of

the bracts and capsules suggest that these species form a lineage separate from the south tropical African species assigned to *Oenostachys*, which have moderate sized, green bracts that do not envelope the upper part of the perianth, and ellipsoid-obovoid capsules typical of *Gladiolus*.

Of the latter, *O. zambeziaca* is almost certainly allied to the *G. dalenii* van Geel complex, perhaps closest to the Angolan *G. kubangensis* Harms. It has the large flower and particularly large and hooded upper tepal so characteristic of the *G. dalenii* group. The immediate relationships of the remaining *O. huillensis*, in which we include *O. vaginifer*, are uncertain but probably do not lie with *O. zambeziaca* and requires investigation.

The necessary new combinations of the species of *Oenostachys* or their close allies currently assigned to *Petamenes* are presented below. Types for all the species concerned were examined and are thus cited.

1. **Gladiolus abyssinicus** (Brongn. ex Lemaire) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza abyssinica* BRONGN. ex LEMAIRE, L'Horticulteur Universel 4 : 207-211 (1845); A. RICH., Tent. Fl. Abyss. 2 : 306 (1851); BAKER, Handbk. Irid. : 231 (1892); FTA 7 : 375 (1898). Types : Ethiopia, montis Selleuda (Sholoda), *Quartin-Dillon s.n.* (lecto-, here designated, P); prope Adoua *Quartin-Dillon s.n.* (syn-, P); prov. Shire, *Quartin-Dillon s.n.* (syn-, P).
— *Oenostachys abyssinica* (BRONGN. ex LEMAIRE) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 280 (1932); CUF., Enum. Pl. Aethiopiae Sperm. : 1591 (1974).

Despite having been placed in different genera by both BROWN (1932) and CUFODONTIS (1974) *G.* (*Oenostachys*) *abyssinicus* and the following species, *G. schweinfurthii*, are obviously very closely allied. The vegetative morphology and basic form of the flower is the same in both species. The 3-6 basal leaves are lanceolate, plane, and relatively soft-textured and the long-tubed, partly red flowers have a disproportionately large upper tepal, small upper lateral tepals and very reduced lower tepals (Fig.1, *5, 6*). There is considerable variation in the size of plants commonly assigned to both species and the distinction between them seems almost arbitrary. Larger flowered plants (upper tepal 24-35(-40) mm long, bracts (40-)50-70 mm long) correspond to *G. abyssinicus* and smaller flowered plants (upper tepal 18-25 mm long, bracts 25-35 mm long) to *G. schweinfurthii*. There also seems to be no ecological or significant geographical separation between the two. Whether they really comprise one particularly plastic species requires careful investigation in the field. Herbarium study seems inadequate to the solution of this question.

2. **Gladiolus schweinfurthii** (Baker) Goldbl. & de Vos, *comb. nov.*

— *Antholyza schweinfurthii* BAKER, Gard. Chron. 15 : 588 (1894); FTA 7 : 375 (1898); HOOK., Bot. Mag. 126 : *tab. 7709* (1900). Type : *Schweinfurth 143*, Ethiopia, Eritrea (lecto-, designated by CUFODONTIS, 1974, location of specimen not indicated).
— *Petamenes schweinfurthii* (BAKER) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 277 (1932).
— *Homoglossum schweinfurthii* (BAKER) CUF., Enum. Pl. Aethiopiae Sperm. : 1591 (1974).
— Additional synonyms include *Petamenes latifolius* N. E. BR. and *A. degasparisianus* BUSCAL. & MUSCHLER and their combinations in other genera cf. BROWN (1932 : 277) and CUFODONTIS (1974 : 1591).

3. **Gladiolus dichrous** (Bullock) Goldbl., *comb. nov.*

— *Oenostachys dichroa* BULLOCK, Kew Bull. : 465 (1930). Type : *Lankester s.n.*, Uganda, Mt. Elgon, in 1921 (holo-, K).

The affinities of this species seem to be with the East African mountain species *Gladiolus watsonioides* and the Ethiopian *G. abyssinicus*. It is remarkable in its much enlarged floral bracts, up to 6 cm long and 4 cm wide, usually red or purplish, which conceal all of the perianth except the long upper tepal of the comparatively small flower. The concealed part of the flower is whitish and only the exposed upper tepal is red. In *G. abyssinicus*, which also has unusually large bracts that partly conceal the flower, the perianth tube is whitish and only the exposed parts of the tepals are red. *Gladiolus dichrous* is restricted to the higher mountains of eastern Uganda.

4. **Gladiolus huillensis** (Welw. ex Baker) Goldbl., *comb. nov.*

— *Antholyza huillensis* WELW. ex BAKER, Trans. Linn. Soc. Bot., ser. 2, 1 : 270 (1878); Handbk. Irid. : 232 (1892); FTA 7 : 374 (1898). Type : *Welwitsch 1539*, Angola, Huilla, between Lopollo and Humpata (holo-, ?BM, not seen; iso-, K, P).
— *Oenostachys huillensis* (WELW. ex BAKER) GOLDBL., J. S. African Bot. 37 : 443 (1971).
— *Petamenes vaginifer* MILNE-REDH., Hook. Ic. Pl. 35 (ser. 5, 5) : *tab. 3478* (1950). Type : *Milne-Redhead 3111*, Zambia, Mwinilunga district, E of Dobeka bridge (lecto-, K, here designated; iso-lecto-, K).
— *Oenostachys vaginifer* (MILNE-REDH.) GOLDBL., J. S. African Bot. 37 : 443 (1971).

There seems no doubt that *Petamenes* (*Oenostachys*) *vaginifer*, based on a NW Zambian collection, and *Gladiolus huillensis*, from SW Angola, are conspecific. MILNE-REDHEAD, who described the former, regarded them as closely related and differing largely in the degree of development of the leaf blade, *P. vaginifer* having more or less vestigial blades. Although the comparatively short-statured specimen of *G. huillensis* that he examined has a well developed blade, 8 cm long, this plant is not representative of the species in western Angola. Other specimens, including duplicates of the type collection, have taller stems and somewhat shorter leaf blades. The degree of development of the leaf blade varies throughout the range of the species and in some Zambian collections the leaf blades are up to 10 cm long. The pubescence on the leaf sheaths so characteristic of the species is the same in all collections, and specimens from Angola and northern Zambian have nearly identical flowers. Zambian plants appear to have slightly longer bracts and flowers with a darker red perianth. The relationships of this plant are uncertain but is does not appear to be closely related to any of the other species assigned in the past to *Oenostachys* or to *Petamenes*.

5. **Gladiolus magnificus** (Harms) Goldbl., *comb. nov.*

— *Antholyza magnifica* HARMS, Warburg, Kunene-Sambesi Expedit. : 201 (1903). Type : *Baum 651*, Angola, am Longa bei Minnesera, 1200 m, 11.1.1901 (holo-, ?B, not seen; iso-, K).

— *Antholyza zambeziaca* BAKER, Handbk. Irid. : 232 (1892) « *zambesiaca* »; FTA 7 : 374 (1898); *non Gladiolus zambeziacus* BAKER (1892) « *zambesiacus*». Type : *Holub s.n.*, Zimbabwe, south of the Zambezi R., Leshumo valley, before 1883 (holo-, K).
— *Petamenes zambeziacus* (BAKER) N. E. BR., Trans. Roy. Soc. S. Africa 20 : 277 (1932).
— *Oenostachys zambeziaca* (BAKER) GOLDBL., J. S. African Bot. 37 : 443 (1971).

Restricted to the Kalahari sands of western Zambia, Angola, northern Botswana and Namibia, and western Zimbabwe, this striking species is allied to the widespread *Gladiolus dalenii* complex, perhaps most closely to the Angolan *G. kubangensis*. Its bright red flowers differ from those of other species in the complex only in their more extreme zygomorphy. The lower tepals are reduced almost to scales while the upper are large and hooded and the perianth tube is rather abruptly expanded into a short upper part. The name *G. zambeziacus* has already been used in *Gladiolus* which prevents the transfer of *Antholyza* (*Oenostachys*) *zambeziaca*, the earliest name for the species. The next available synonym, *Antholyza magnifica*, is thus transferred to *Gladiolus*.

ACKNOWLEDGEMENTS : Support from the US National Science Foundation Grant BSR 85-00148 is gratefully acknowledged. We also express our thanks to Professor P. MORAT, Director, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for making available to the first author a visiting scientist position at the Laboratoire de Phanérogamie where this work was completed. The illustrations were made from photographs and herbarium material by J. C. MANNING who we thank for his careful work under less than ideal conditions.

LITERATURE CITED

BAKER, J. G., 1892. — *Handbook of the Irideae*. George Bell & Sons, London.

BAKER, J. G., 1896. — Irideae. *In* W. T. THISELTON-DYER (editor), *Flora Capensis* 6 : 7-171. Reeve & Co., Ashford, Kent.

BAKER, J. G., 1898. — Irideae. *In* W. T. THISELTON-DYER (editor), *Flora of Tropical Africa* 7 : 337-371. Lovell Reed & Co., London.

BOND, P. & GOLDBLATT, P., 1984. — Plants of the Cape flora. *J. S. African Bot. Suppl.* 13, 455 p.

BROWN, N. E., 1932. — Contributions to a knowledge of the Transvaal Iridaceae. *Trans. Roy. Soc. S. Africa* 20 : 270-280.

BRUMMITT, R., 1897. — Report of the Committee for Spermatophyta : Homoglossum vs Petamenes. *Taxon* 36 : 739.

BULLOCK, A. A., 1930. — A new genus of Iridaceae from East Africa. *Kew Bull.* 1930 : 465-466.

CUFODONTIS, G., 1974. — Iridaceae. *In Enumeratio Plantarum Aethiopia*, Spermatophyta 2. Jardin Botanique de Belgique, Meise.

DE VOS, M. P., 1976. — Die Suid-Afrikaanse species van Homoglossum. *J. S. African Bot.* 42 : 301-359.

DE VOS, M. P., 1984. — Proposal to conserve 1312 Homoglossum against Petamenes (Iridaceae). *Taxon* 33 : 740-742.

GOLDBLATT, P., 1971. — Cytological and anatomical studies in the southern African Iridaceae. *J. S. African Bot.* 37 : 317-460.

GOLDBLATT, P., 1978. — Characteristics, origins and relationships of the southern African flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 : 369-436.

GOLDBLATT, P., 1989. — The genus Watsonia. *Ann. Kirstenbosch Bot. Gard.* 19, 148 p.

GOLDBLATT, P., in press. — Phylogeny and classification of Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77.

GOLDBLATT, P. & VLOK, J. J., 1989. — New species of Cape Gladiolus and the status of G. lewisiae. *S. African J. Bot.* 55 : 255-264.

LEWIS, G. J., 1954. — Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African Iridaceae. *Ann. S. African Mus.* 40 : 15-113.

LEWIS, G. J., OBERMEYER, A. A. & BARNARD, T. T., 1972. — Gladiolus : A revision of the South African species. *J. S. African Bot. Suppl.* 10, 316 p.

LOUDON, J. W., 1840. — *The Ladies Flower Garden of Ornamental Bulbous Plants.* W. Smith, London.

MABBERLEY, D. J., 1980. — Generic names published in Salisbury's reviews of R. Brown's work. *Taxon* 29 : 597-606.

OBERMEYER, A. A., 1961. — Kentrosiphon saccata subsp. steingroeveri. *Fl. Pl. Africa* 34 : *tab. 1354.*

REBELO, A., 1987. — Bird pollination in the Cape flora Pp. 83-108. *In* A. G. REBELO (editor), A Preliminary Synthesis of Pollination Biology in the Cape Flora. *S. African Natl. Sci. Progr. Rep.* 141.

SALISBURY, R. A., 1866. — *The Genera of Plants.* Van Voorst, London.

SWEET, R., 1830. — *Sweet's Hortus Britannicus*, ed. 2. Ridgway, London.

SWEET, R., 1831. — Anisanthus splendens. *British Fl. Gard.*, ser. 2, 1 : *tab. 84.*

THUNBERG, C. P., 1820 [ie 1818-1820]. — *Flora Capensis* 1 (1) : 90-94. Bonnier, Copenhagen.

VOGEL, H., 1954. — Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. *Bot. Stud. Jena* 1 : 109.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia,* nº 4 : 429-432.

Un *Oxyanthus* (*Rubiaceae-Gardenieae*) nouveau du Kivu (Zaïre)

B. Sonké

Résumé : Une espèce nouvelle, *Oxyanthus letouzeyanus* (*Rubiaceae-Gardenieae-Gardeniinae*), est décrite du Kivu (Zaïre). Elle est remarquable par son fruit densement couvert de grandes papilles et son style se terminant par une massue légèrement côtelée portant au sommet deux stigmates à peine séparés présentant de courts poils. Cette espèce est limitée à la forêt de transition de moyenne altitude à l'extrémité orientale du bassin du Zaïre, confirmant l'endémisme bien connu de cette partie de la région guinéo-congolaise.

Summary : *Oxyanthus letouzeyanus* (*Rubiaceae-Gardenieae-Gardeniinae*) is described from Kivu (Zaire). The new species is remarkable by its fruit densely covered with large papillae and its style ending in a slightly grooved club crowned by sparsely hairy style-lobes. It is limited to the medium altitude transitional rain forest at the eastern end of Zaire Basin, and conforms well with the known endemism of this part of the Guineo-Congolian region.

Bonaventure Sonké, Université de Yaoundé, Faculté des Sciences, BP 8225 Yaoundé, Cameroun.

Des recherches biologiques et systématiques sur le genre africain *Oxyanthus* DC. (*Rubiaceae-Gardenieae-Gardeniinae*) ont mené à l'examen du matériel indéterminé déposé à l'herbier du Jardin botanique national de Belgique (BR). Parmi celui-ci figurent des échantillons qui représentent une espèce nouvelle extrêmement caractéristique par une combinaison de caractères jusqu'à présent ignorés du genre *Oxyanthus*, notamment le fruit papilleux, les lobes de la corolle très enroulés dans le bouton et les stigmates portant des poils. Je dédie cette espèce au regretté R. Letouzey, éminent connaisseur de la flore et de la végétation de mon pays, qui a orienté mes études vers la systématique des *Rubiaceae*.

Oxyanthus letouzeyanus B. Sonké, *sp. nov.* — Fig. 1.

In genera Oxyantho *fructibus papillosis statim dignoscenda ; praeterea stylis desinentibus in clavam leviter sulcatam per lobos stigmaticos pauce pilosos coronatum ab alteris* Oxyanthi *speciebus recedet.*

Type : *Michelson 893*, Zaïre, Kivu, rivière Yandawaza (holo-, BR ; iso-, BR, K, P).

Arbuste de 1-5 m de hauteur ; appareil végétatif glabre à l'exception des domaties. Feuilles à pétiole de 6-12 mm ; limbe elliptique à acumen de 10-25 mm de long à base symétrique et cunéée, de 5-8 cm de large et de 13,5-20 cm de long ; 4-9 nervures secondaires par côté, nervures intersecondaires réticulées. Domaties peu apparentes constituées de groupes de poils perpendiculaires aux nervures secondaires et principale. Stipules triangulaires de 9(-12) × 5(-7) mm à largeur plus ou moins égale au diamètre du rameau, soudées à la base. Inflo-

rescences comptant 6 à 11 fleurs, lâches, glabres, à axes glabres, à bractées et bractéoles très réduites. Fleurs à pédicelle long de 3-7 mm; calice soudé en un tube avec cinq dents au sommet, glabre à l'extérieur, pourvu à l'intérieur de cinq petits groupes de collétères entre les lobes; corolle présentant un tube long de 4-14 cm, lobes mesurant 12-27 mm, anthères à long appendice stérile au sommet, sagittées et avec appendices stériles à la base; style se terminant en une massue légèrement côtelée surmontée de deux stigmates à peine séparés et portant quelques poils courts; ovaire à deux loges, à placentation axile. Fruits ellipsoïdes, de 3,5(-4,5) × 1,5(-2) cm, densement couverts de grandes papilles, orangés, surmontés par les restes du calice. Graines environ 35 par fruit, imbriquées dans quatre rangs, à hile latéral très court; tégument séminal avec une striation arquée. Pollen (observé seulement en préparation selon WODEHOUSE) : grains en tétrades tétrahédriques d'environ 60 µm de diamètre, triporés; tectum perforé.

DISTRIBUTION : Espèce endémique de la forêt de transition de basse montagne à l'extrémité orientale du Bassin du Zaïre (WHITE, 1986 : unité cartographique 4). L'endémisme de cette partie de la Région Guinéo-Congolaise est bien connu; on peut citer, entre autres, des espèces arborescentes, caractérisant ces forêts, telles que *Lebrunia bushaie* et *Pentadesma lebrunii* (*Guttiferae*; WHITE, *op. cit.*). *Oxyanthus letouzeyanus* se range parmi les espèces endémiques, dont l'importance sociologique est moins grande, telles que *Cleistanthus pierlotii* (*Euphorbiaceae*; grand arbre fréquent par endroits; LÉONARD, 1962) ou *Schefflera kivuensis* (*Araliaceae*; rare liane; BAMPS, 1974).

ZAÏRE, Kivu : Entre Masisi et Walikale, forêt de transition à 1400 m, *Lebrun 5135* (BR, MO, P); Kampala, forêt à *Cynometra* à 700 m, *A. Léonard 1628* (BR, K, WAG); rivière Mwero, forêt à *Cynometra* à 1200 m, *Gutzwiller 1977* (BR); rivière Yandawaza, affluent moyen de droite de la rivière Belazovi, forêt marécageuse claire à environ 600 m, *Michelson 893* (BR, K, P); Luamba, forêt à *Staudtia* et *Pentadesma* à 1000 m, *A. Léonard 3884* (BR).

HABITAT : Forêt ombrophile de transition entre la forêt guinéo-congolaise et la forêt montagnarde. *Oxyanthus letouzeyanus* est rapporté de 600 à 1400 m d'altitude.

NOTES : 1. Le genre africain *Oxyanthus*, qui compte environ 40 espèces, est un des mieux caractérisés parmi le groupe des *Gardeniinae* à pollen en tétrades (ROBBRECHT & PUFF, 1986 : 114, tableau 1). L'espèce nouvelle décrite y appartient incontestablement par ses inflorescences pseudo-axillaires, ses très longues corolles tubulaires, son style caractéristique se terminant par une massue portant deux stigmates, et surtout par le fruit sans pulpe placentaire à graines très caractéristiques. *Oxyanthus letouzeyanus* possède néanmoins des caractères jusqu'à présent ignorés du genre : le fruit papilleux et les stigmates poilus. Le premier caractère le rend immédiatement identifiable parmi tous les autres *Oxyanthus*. L'anatomie du péricarpe d'*O. letouzeyanus* est néanmoins bien conforme à celle des autres *Oxyanthus*. Son péricarpe est composé de plusieurs strates, à savoir l'épiderme, le mésocarpe à strate externe parenchymateuse à idioblastes à tannins, strate moyenne de scléréides agrégés et strate interne parenchymateuse à idioblastes à tannins et l'endocarpe constitué de cellules parenchymateuses aplaties. Cette même structure se retrouve par exemple chez *O. schumannianus* ou *O. speciosus*. Chez *O. letouzeyanus*, les grandes papilles caractéristiques sont des excroissances formées par la strate extérieure parenchymateuse.



Fig. 1. — **Oxyanthus letouzeyanus** B. Sonké : **A**, rameau florifère (× 0,5) ; **B**, domatie (× 12,5) ; **C**, stipule (× 2,5) ; **D**, sommet du bouton de la corolle, montrant la préfloraison (× 1,5) ; **E**, pédicelle floral à bractéoles, ovaire et calice (× 6) ; **F**, coupe transversale de l'ovaire (× 17) ; **G**, vues adaxiale et abaxiale d'une étamine (× 4,5) ; **H**, sommet du style (× 4,5) ; **I**, rameau fructifère (× 0,5) ; **J**, fruit (× 1) ; **K**, graine (× 4,5). D'après *Michelson 893* (A, E, F, I-K), *A. Léonard 1628* (B), *Gutzwiller 1977* (C) & *Lebrun 5135* (D, G, H).

2. Le genre *Oxyanthus* est surtout diversifié dans la forêt ombrophile de basse altitude, et sa radiation dans la forêt afromontagnarde est plutôt faible. Comme éléments afromontagnards, étaient jusqu'à présent seulement connus *O. ugandensis* Bridson (espèce submontagnarde en Uganda), *O. troupinii* Bridson (espèce montagnarde de l'Uganda, du Rwanda et du Burundi) et *O. lepidus* S. Moore [espèce (sub)montagnarde à large distribution en Afrique orientale].

REMERCIEMENTS : Je remercie le Prof. Dr. E. PETIT, Directeur du Jardin botanique national de Belgique, pour l'approbation de mon séjour et pour les facilités de travail octroyées dans son institut. Mes remerciements s'adressent également au Prof. Dr. E. ROBBRECHT pour l'intérêt porté à ce travail et en particulier pour la rédaction de la diagnose latine de l'espèce décrite. Je suis également reconnaissant envers Ir. P. BAMPS pour les conseils utiles qu'il m'a apportés.

BIBLIOGRAPHIE

BAMPS, P., 1974. — Araliaceae. *Flore d'Afrique Centrale*, 30 p.

LÉONARD, J., 1962. — Euphorbiaceae. *Flore du Congo et du Rwanda-Burundi* 8 (1) : 214 p.

ROBBRECHT, E. & PUFF, C., 1986. — A survey of the Gardenieae and related tribe (Rubiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108 : 63-137.

WHITE, F., 1986. — *La végétation de l'Afrique.* Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. UNESCO-AETFAT/UNSO (traduction française). ORSTOM-UNESCO, Paris, 384 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 433-446.

Additions et corrections à la « Flore analytique du Togo »

P. Hiepko & H. Scholz

Résumé : Des additions et corrections à la « Flore analytique du Togo » (1985) sont présentées. Quatre combinaisons nouvelles sont proposées : trois dans le genre *Urochloa* (*Gramineae*) et une dans le genre *Drimia* (*Liliaceae*).

Summary : Additions and corrections for the "Flore analytique du Togo" (1985) are listed. In this context four new combinations are proposed : three in *Urochloa* (*Gramineae*) and one in *Drimia* (*Liliaceae*).

Paul Hiepko et Hildemar Scholz, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 6-8, D-1000 Berlin 33, R. F. Allemagne.

Depuis la publication de la « Flore analytique du Togo — Phanérogames » (éd. J. F. Brunel, P. Hiepko & H. Scholz, 1984, parue en juin 1985) le Musée Botanique de Berlin-Dahlem a reçu un nombre considérable d'échantillons d'herbier. Parmi eux se trouvait le matériel de quelques taxons nouveaux pour le Togo et en particulier pour ses différentes zones écologiques (I-V, cf. la carte géographique dans Brunel, Hiepko & Scholz, 1985 : 11). Ces données nouvelles sont présentées ici ; en outre, les résultats des études taxonomiques et nomenclaturales récentes sont pris en compte dans cette publication.

La séquence des taxons, les abréviations, etc., suivent celles de la « Flore analytique du Togo ». Tous les noms pour lesquels des additions ou corrections sont devenues nécessaires ont été inclus, y compris les déterminations incorrectes antérieures (marquées entre guillemets). Quelques combinaisons nouvelles se sont avérées nécessaires.

Le matériel d'herbier collecté entre 1982 et 1987 a été reçu de L. Aké Assi (Abidjan, Côte d'Ivoire) et de P. A. Schäfer (363 doubles ex MPU, Montpellier). Leurs déterminations ont été vérifiées par différents spécialistes nommés au début du traitement de chaque famille.

Nous remercions J.-P. Lebrun (Maisons Alfort) pour les références bibliographiques qu'il nous a communiquées et H. W. Lack pour la traduction de ce texte en français.

DICOTYLEDONES

ACANTHACEAE. — p. 53-67. — E. Raadts.

Crossandra guineensis : voir *Stenandriopsis guineensis*.

Hypoestes Soland. ex R. Br. — Wood et al. (1983).
H. forskalei (Vahl) Soland. ex Roem. & Schult. — Syn. : *H. verticillaris* auct.

H. verticillaris : voir *H. forskalei.*

Monechma Hochst.
M. depauperatum (T. Anders.) C. B. Cl. — III : *Aké Assi 16710*!

Stenandriopsis S. Moore. — HEINE (1966).
S. guineensis (Nees) R. Benoist. — Syn. : *Crossandra guineensis* Nees. — Ic. : Fl. Gabon 13 : 103, fig. 1-13. — IV : *Vogel To 37*! (Herb. St. Vogel).

AMARANTHACEAE. — p. 68-74. — P. HIEPKO.

Pandiaka (Moq.) Hook. f.
P. angustifolia (Vahl) Hepper. — IV : *Schäfer 7632*!

ANACARDIACEAE. — p. 74-80. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Lannea A. Rich. — KOKWARO (1986).
L. barteri (Oliv.) Engl. — Syn. : *L. kerstingii* Engl. & K. Krause.
L. egregia Engl. & K. Krause. — I : *Schäfer 7862*!
L. kerstingii : voir *L. barteri.*

ANNONACEAE. — p. 80-85. — P. HIEPKO.

Hexalobus A. DC.
H. monopetalus (A. Rich.) Engl. & Diels. — I : *Schäfer 7760*!

Monodora Dunal.
M. tenuifolia Benth. — V : *Schäfer 7704*!

Uvaria L.
U. chamae P. Beauv. — IV : *Schäfer 7679*!

Xylopia L.
X. parviflora (A. Rich.) Benth. — III : *Schäfer 8910*!

ASCLEPIADACEAE. — p. 97-105. — B. E. LEUENBERGER.

Gymnema R. Br.
G. sylvestre (Retz.) Schultes. — IV : *Schäfer 8022*!

Mondia Skeels.
M. whitei (Hook. f.) Skeels. — III : *Aké Assi 16689*!

Parquetina Baill.
P. nigrescens (Afzel.) Bullock. — III : *Schäfer 8957*!

Sphaerocodon Benth.
S. caffrum (Meisn.) Schltr. — IV : *Schäfer 7619*!

CAMPANULACEAE. — p. 118-119. — B. E. LEUENBERGER.

Wahlenbergia Schrad. ex Roth.
W. perrottetii (A. DC.) Thulin. — I : *Schäfer 7946*!

CAPPARACEAE. — p. 119-122. — H. SCHOLZ.

***Cadaba** Forssk. — FWTA 1 : 90.
***C. farinosa** Forssk. — I : *Aké Assi 16594*! Sch*äfer 7977*!

Cleome L. — KERS (1986).
C. gynandra L. — Syn. : *Gynandropsis gynandra* (L.) Briq.
***C. monophylla** L. — s. loc. : SCHMID (1987) : 40.

Gynandropsis gynandra : voir *Cleome gynandra*.

Ritchiea R. Br.
R. reflexa (Thonn.) Gilg & Benedict. — III : *Schäfer 8962*!

CARYOPHYLLACEAE. — p. 122-124. — H. SCHOLZ.

***Polycarpon** Loefl. ex L. — FWTA 1 : 131.
***P. prostratum** (Forssk.) Aschers. & Schweinf. — I : *Aké Assi 16578*!

CELASTRACEAE. — p. 124-125. — P. HIEPKO.

Elaeodendron Jacq.
E. buchananii (Loes.) Loes. — I : *Schäfer 7887*!

COMBRETACEAE. — p. 129-138. — B. E. LEUENBERGER.

Combretum Loefl.
C. micranthum G. Don. — IV : *Schäfer 8036*! V : *Aké Assi 16761*!
C. paniculatum Vent. — III : *Schäfer 8949*! V : *Akpagana 135 bis.*
C. sericeum G. Don. — IV : *Schäfer 8043*!

Quisqualis L.
Q. indica L. — III : *Schäfer 8975*!

COMPOSITAE. — p. 138-163. — H. M. LACK.

Aspilia Thouars.
*A. **rudis** Oliv. & Hiern subsp. **fontinaloides** C. D. Adams. — I : *Aké Assi s.n.*!

Coreopsis L.
*C. **asperata** Hutch. & Dalz. — IV : *Schäfer 7641*!

Eupatorium L.
*E. **odoratum** L. — IV : *Schäfer 8010*! s. loc. : SCHMID (1987) : 40.

Lactuca L.
L. lasiorhiza (O. Hoffm.) C. Jeffrey. — IV : *Schäfer 8009*!

Laggera Sch. Bip.
L. aurita (L. f.) Benth. ex C. B. Cl. — s. loc. : SCHMID (1987) : 40 (« *Blumea aurita* »).

Melanthera J. P. Rohr.
M. abyssinica (Sch. Bip.) Oliv. & Hiern. — I : *Aké Assi 16564*!

CONVOLVULACEAE. — p. 166-175. — B. E. LEUENBERGER.

Ipomoea L.
I. asarifolia (Desr.) Roem. & Schultes. — V : *Schäfer 8655*!

EUPHORBIACEAE. — p. 186-211. — B. ZEPERNICK.

Acalypha L.
A. crenata Hochst. ex A. Rich. — V : *Schäfer 8574*!

Antidesma L.
A. membranaceum Müll. Arg. — II : *Schäfer 8095*!

Caperonia St. Hil. — RADCLIFFE-SMITH (1987).
C. senegalensis : voir *C. serrata*.
C. serrata (Turcz.) Presl. — Syn. : *C. senegalensis* Müll. Arg.

Euphorbia L.
*E. **baga** A. Chev. — I : *Aké Assi 16616*!
*E. **glomerifera** (Millsp.) Wheeler. — p. 196 : *Hakki et al. 7*! (det. S. HOLMES, Kew).
*E. **maculata** L. — Syn. : *E.* sp. *A* in FWTA 1 : 419. — V : *Hakki et al. 709*! (det. S. Holmes, Kew).

Flueggea Willd. — WEBSTER (1984).
F. virosa (Willd.) Voigt subsp. **virosa**. — Syn. : *Securinega virosa* (Willd.) Baill. — I : *Schäfer 7971*! V : *Warnecke 297* (K, MO, *fide* WEBSTER, 1984).

Phyllanthus L. — BRUNEL & ROUX (1985).
P. kerstingii Brunel. — p. 205 : « (*ined.*) »; publ. *in* Willdenowia 15 : 251 (1985).
P. niruroides Müll. Arg. subsp. **niruroides**. — III : *Aké Assi 8968* !
P. odontadenius Müll. Arg. — III : *Aké Assi 16693* !

Securinega : voir *Flueggea*.

Spondianthus Engl. — LÉONARD & NKOUNKOU (1989).
« *S. preussii* » : voir *S. preussii* subsp. *glaber*.
S. preussii Engl. subsp. **glaber** (Engl.) Léonard & Nkounkou. — Syn. : *S. preussi* var. *glaber* (Engl.) Engl. — p. 209 : « *S. preussii* ».

HIPPOCRATEACEAE. — p. 219-222. — P. HIEPKO.

Hippocratea L.
H. africana (Willd.) Loes. ex Engl. — III : *Aké Assi 16709* !
H. indica Willd. — III : *Aké Assi 16701* !

Salacia L. — HALLÉ (1986).
S. camerunensis : voir *S. longipes* var. *camerunensis*.
S. longipes (Oliver) Hallé var. **camerunensis** (Loes.) Hallé. — Syn. : *S. camerunensis* Loes.

LABIATAE. — p. 224-233. — M. I. HAKKI.

Ocimum L.
O. canum Sims. — I : *Schäfer 7948 bis* !

Orthosiphon Benth.
O. rubicundus (D. Don) Benth. — I : *Aké Assi 16636* !

LEGUMINOSAE (*Papilionoideae*). — p. 260-317. — H. ERN.

Crotalaria L.
****C. basipeta** Wilczek. — p. 272 : Notes : « *C. sp.* aff. *sphaerocarpa* ». — I : *Bille TG 413* (ALF, det. R. POLHILL, Kew).
C. confusa Hepper. — I : *Schäfer 7962* !
C. sp. aff. *sphaerocarpa* : voir *C. basipeta*.

Indigofera L.
I. simplicifolia Lam. — II : *Aké Assi 16644* !
***I. trialata** A. Chev. — I : *Schäfer 7910* !

LORANTHACEAE. — p. 324-327. — F. BUTZIN.

Tapinanthus Blume.
T. bangwensis (Engl. & K. Krause) Danser. — I : *Schäfer 7970* ! *7884* !

MELASTOMATACEAE. — p. 342-346. — B. E. LEUENBERGER.

Melastomastrum Naudin.
M. theifolium (G. Don) A. & R. Fern. — III : *Aké Assi 16632*!

Osbeckia L.
LEUENBERGER (1980) manque dans les références de la Flore analytique du Togo.

MELIACEAE. — p. 347-350. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Trichilia Browne.
T. emetica subsp. **suberosa** J. Wilde. — IV : *Schäfer 7989*!

MORACEAE. — p. 355-366. — F. BUTZIN.

Ficus L.
F. exasperata Vahl. — I : *Schäfer 7947*!

MYRTACEAE. — p. 368-369. — B. E. LEUENBERGER.

Syzygium Gaertn.
S. guineense (Willd.) DC. var. **guineense**. — IV : *Schäfer 8032*!

OCHNACEAE. — p. 371-374. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Lophira Banks ex Gaertn. f.
L. lanceolata van Tiegh. ex Keay. — III : *Mathey & H. Scholz 461*!

Sauvagesia L.
S. erecta L. — IV : *Schäfer 8918*!

POLYGALACEAE. — p. 388-391. — P. HIEPKO.

Polygala L.
P. baikiei Chodat. — IV : *Schäfer 7675*!
P. butyracea Heckel. — I : *Schäfer 7943*!

POLYGONACEAE. — p. 391-392. — F. BUTZIN.

Polygonum L.
P. senegalense Meisn. — III : *Schäfer 8976*!

PROTEACEAE. — p. 394-395. — P. HIEPKO.

Protea R. Br. — CHISUMPA & BRUMMITT (1987).

Note : Le matériel de ce genre conservé à B a été étudié en 1987 par R. BRUMMITT. Pour les échantillons cités dans la Flore, mais non cités ici, une détermination certaine était impossible.

P. madiensis subsp. **occidentalis** (Beard) Chisumpa & Brummitt. — Syn. : *P. occidentalis* Beard. — II : *Ern et al. 1878*! *Kersting 504*! A638 (K!) *U. Scholz et al. 364*!

P. madiensis intermédiaire entre subsp. **madiensis** et subsp. **occidentalis**. — Syn. : *P. madiensis* var. *elliottii* (C. H. Wright) Beard. — IV : *Büttner 1*!

P. occidentalis : voir *P. madiensis* subsp. *occidentalis*.

RUBIACEAE. — p. 398-439. — M. I. HAKKI.

Borreria intricans : voir *Spermacoce intricans*.

Fadogia Schweinf.

F. agrestis Schweinf. ex Hiern. — IV : *Schäfer 7996*!

Gardenia Ellis. — BRIDSON & VERDCOURT (1988).

G. lutea : voir *G. ternifolia* subsp. *jovis-tonantis* var. *jovis-tonantis*.

G. ternifolia subsp. **jovis-tonantis** (Welw.) Verdc. var. **jovis-tonantis**. — Syn. : *G. lutea* Fres. — I : *Schäfer 7751*!

Geophila D. Don.

***G. rotundifolia** A. Chev. ex Hepper. — IV : *Vogel To 38*! (Herb. St. Vogel).

Pavetta L.

P. corymbosa (DC.) F. N. Williams. — II : *Schäfer 8094*!

Pouchetia A. Rich. ex DC.

P. africana A. Rich. ex DC. — I : *Aké Assi 16619*! *Schäfer 7902*!

Rytigynia Blume.

***R. gracilipetiolata** (De Wild.) Robyns. — III : *Aké Assi 16702*!

Spermacoce L. — LEBRUN & STORK (1984).

S. filifolia Perr. & Lepr. ex DC., recte : **S. filifolia** (Schum. & Thonn.) Lebrun & Stork.

***S. intricans** (Hepper) H. M. Burkill. — Syn. : *Borreria intricans* Hepper. — IV : *Aké Assi 16713*!

S. octodon (Hepper) Hakki, recte : **S. octodon** (Hepper) Lebrun & Stork.

SAPINDACEAE. — p. 442-447. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Blighia C. König.

B. sapida C. König. — I : *Schäfer 7984*!

Cardiospermum L.

C. halicacabum L. — IV : *Mathey & H. Scholz 132*!

SAPOTACEAE. — p. 447-450. — B. E. LEUENBERGER.

Malacantha Pierre.
M. alnifolia (Bak.) Pierre. — III : *Schäfer 8956*!

***Vincentella** Pierre. — FWTA 2 : 22.
***V. passargei** (Engl.) Aubrév. — II : *Aké Assi 16695*!

SCROPHULARIACEAE. — p. 450-461. — M. I. HAKKI.

Alectra Thunb.
****A. basserei** Berhaut. — p. 452 : « *A. sp.* aff. *capensis* ». — Ic. : BERHAUT, Fl. Sén., ed. 2, fig. 185 (1967).
A. sp. aff. *capensis* : voir *A. basserei*.

Sopubia Buch.-Ham.
S. ramosa (Hochst.) Hochst. — IV : *Schäfer 7633*!

Striga Lour.
S. asiatica (L.) O. Ktze. — V : *Schäfer 8866*!

STERCULIACEAE. — p. 468-473. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Melochia L.
***M. melissifolia** Benth. — IV : *Schäfer 7674*!

Waltheria L.
***W. lanceolata** R. Br. ex Mast. — II : *Aké Assi 16656*!

VITACEAE. — p. 497-504. — B. ZEPERNICK & F. K. TIMLER.

Ampelocissus Planch.
***A. africana** (Lour.) Merr. — Syn. : *A. grantii* (Bak.) Planch. — Ic. : Fl. Cameroun 13 : 13, fig. 2. — II : *W. Schmid s.n.* (5.7.1983) : Stuttgart-Hohenheim, Institut f. Pflanzenproduktion in den Tropen und Subtropen. — SCHMID (1987) : 42 (« *Ampelocissus granti* »).
A. bombycina (Bak.) Planch. — I : *Schäfer 7759*!

Cissus L. *emend.* Descoings.
C. corylifolia (Bak.) Planch. — I : *Aké Assi 16611*!
C. petiolata Hook. f. — III : *Schäfer 8951*!
C. quadrangularis L. — IV : *Schäfer 8024*!
C. rubiginosa (Welw. ex Bak.) Planch. — II : *Schäfer 8085*!

MONOCOTYLEDONES

CYPERACEAE. — p. 528-566. — H. SCHOLZ.

Cyperus Rottb.
C. procerus Rottb. — I : *Aké Assi 16598*!
Fimbristylis Vahl.
***F. cioniana** Savi. — II : *Aké Assi 16577*!

DIOSCOREACEAE. — p. 566-570. — M. I. HAKKI.

Dioscorea L.
D. hirtiflora Benth. — IV : *Schäfer 7670*!
D. praehensilis Benth. — III : *Aké Assi 16703*!
D. togoensis Knuth. — II : *Aké Assi 16663*!

GRAMINEAE. — p. 573-649. — H. SCHOLZ.

Andropogon L. — CLAYTON & RENVOIZE (1982).
A. africanus Franch. — Syn. : *A. incanellus* W. D. Clayton.
A. ascinodis : voir *A. chinensis*.
A. chinensis (Nees) Merr. — Syn. : *A. ascinodis* C. B. Cl.
A. incanellus : voir *A. africanus*.

Beckeropsis : voir *Pennisetum*.
B. uniseta : voir *Pennisetum unisetum*.

Brachiaria auct. *p.p.* : voir *Urochloa*. — CLAYTON & RENVOIZE (1982).
B. brachylopha : voir *B. serrata*.
B. deflexa : voir *Urochloa deflexa*.
B. distachya : voir *Urochloa distachya*.
B. distichophylla : voir *Urochloa villosa*.
B. falcifera (Trin.) Stapf. — Syn. : *B. jubata* (Fig. & De Not.) Stapf.
B. jubata : voir *B. falcifera*.
B. lata : voir *Urochloa lata*.
B. mutica : voir *Urochloa mutica*.
B. serrata (Thunb.) Stapf. — Syn. : *B. brachylopha* Stapf.
B. xantholeuca : voir *Urochloa xantholeuca*.

Chasmopodium auct. *p.p.* : voir *Rottboellia*.
C. purpurascens : voir *Rottboellia purpurascens*.

Eragrostis Wolf.
****E. superba** Peyr. — V : *Aké Assi 17578* ! (« Lomé, Campus Universitaire »).

Hyparrhenia Fourn.
« *H. nyassae* » : voir *H. rufa*.
H. rufa (Nees) Stapf. — p. 613 : voir « *H. nyassae* ».

Loudetia Hochst. ex Steud.
L. arundinacea (Hochst. ex A. Rich.) Steud. — IV : *Schäfer 7650* !

Melinis P. Beauv. — Syn. : *Rhynchelytrum* Nees. — Zizka (1988).
M. repens (Willd.) Zizka. — Syn. : *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C. E. Hubbard.

Panicum L. — Clayton & Renvoize (1982).
P. baumannii : voir *P. nervatum*.
P. brazzavillense Franch. — Syn. : *P. pubiglume* Stapf.
P. infestum : voir *Urochloa maxima* subsp. *infesta*.
P. lindleyanum : voir *P. tenellum*.
P. maximum : voir *Urochloa maxima*.
P. nervatum (Franch.) Stapf. — Syn. : *P. baumannii* K. Schum.
P. pubiglume : voir *P. brazzavillense*.
P. tenellum Lam. — Syn. : *P. lindleyanum* Nees ex Steud. — Veldkamp & Scholz (1988).

Pennisetum L. Rich. — Syn. : *Beckeropsis* Fig. & De Not. — Clayton & Renvoize (1982).
P. hordeoides (Lam.) Steud. — IV : *Schäfer 7649* !
P. unisetum (Nees) Benth. — Syn : *Beckeropsis uniseta* (Nees) K. Schum.

Rhynchelytrum : voir *Melinis*.
R. repens : voir *Melinis repens*.

Rottboellia L. f. — Veldkamp et al. (1986).
R. purpurascens Robyns. — Syn. : *Chasmopodium purpurascens* (Robyns) W. D. Clayton; *Robynsiochloa purpurascens* (Robyns) Jacq.-Fél.

Setaria P. Beauv. — Clayton & Renvoize (1982).
S. pallide-fusca : voir *S. pumila*.
S. pumila (Poir.) Roem. & Schultes. — Syn. : *S. pallide-fusca* (Schumach.) Stapf & C. E. Hubbard.

Sporobolus R. Br.
S. festivus Hochst. ex A. Rich. — II : *Schäfer s.n.* !
S. pyramidalis P. Beauv. var. **jacquemontii** (Kunth) Jov. & Guédès. — Syn. : *S. jacquemontii* Kunth.
S. jacquemontii : voir *S. pyramidalis* var. *jacquemontii*.

***Themeda** Forssk. — FWTA 3 : 471.
***T. triandra** Forssk. — II : *Aké Assi 16647* !

Urochloa P. Beauv. — Syn. : *Brachiaria* auct. *non* Griseb. ; *Pseudobrachiaria* Launert. — Clayton & Renvoize (1982), Webster (1987).

U. **deflexa** (Schumach.) H. Scholz, *comb. nov.* — Bas. : *Panicum deflexum* Schumach., Beskr. Guin. Pl. 63 (1827). — Syn. : *Brachiaria deflexa* (Schumach.) C. E. Hubbard ex Robyns ; *Pseudobrachiaria deflexa* (Schumach.) Launert.
U. **distachya** (L.) Nguyen. — Syn. : *Brachiaria distachya* (L.) Stapf.
U. **lata** (Schumach.) C. E. Hubbard. — Syn. : *Brachiaria lata* (Schumach.) C. E. Hubbard.
U. **maxima** (Jacq.) R. Webster subsp. **maxima**. — Syn. : *Panicum maximum* Jacq.
U. **maxima** subsp. **infesta** (Peters) H. Scholz. *comb. et stat. nov.* — Bas. : *Panicum infestum* Peters, Reise Mossamb., Bot. 2 : 546 (1865). — p. 625 : Note : *P. infestum*.
U. **mutica** (Forssk.) Nguyen. — Syn. : *Brachiaria mutica* (Forssk.) Stapf.
U. **villosa** (Lam.) Nguyen. — Syn. : *Brachiaria distichophylla* (Trin.) Stapf ; *B. villosa* (Lam.) A. Camus.
U. **xantholeuca** (Schinz) H. Scholz, *comb. nov.* — Bas. : *Panicum xantholeucum* Schinz *in* Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 30 : 141 (1888). — Syn. : *Brachiaria xantholeuca* (Schinz) Stapf.

IRIDACEAE. — p. 649-651. — H. SCHOLZ.

Gladiolus L. — GEERINCK (1972).
G. **actinomorphanthus** Duvign. & Van Bockst. — Syn. : *G. unguiculatus* Bak.
G. **gregarius** Welwitsch ex Bak. — Syn. : *G. klattianus* Hutch.
G. klattianus : voir *G. gregarius*.
G. melleri : voir *G. natalensis* var. *melleri*.
G. **natalensis** (Eckl.) Reinw. ex Lodd. var. **natalensis**. — Syn. : *G. psittacinus* Hook. — III : *Büttner 8* (isotype de *G. buettneri* Pax, K fide GEERINCK, 1972 : 282).
G. **natalensis** var. **melleri** (Bak.) Geerinck. — Syn. : *G. melleri* Bak.
G. psittacinus : voir *G. natalensis* var. *natalensis*.
G. unguiculatus : voir *G. actinomorphanthus*.

LEMNACEAE. — p. 651-652. — H. SCHOLZ. — LANDOLT (1986).

Lemna L.
L. **aequinoctialis** Welwitsch. — Syn. : *L. paucicostata* Hegelm. — p. 651 : « *L. perpusilla* ». — I : *Meyer s.n.* (5.4.1984) (*fide* LANDOLT, 1986 : 313).
« *L. perpusilla* » : voir *L. aequinoctialis*.

Wolffia Horkel ex Schleiden.
W. **arrhiza** (L.) Horkel ex Wimmer. — I : *Meyer s.n.* (5.4.1984) (*fide* LANDOLT, 1986 : 369).

LILIACEAE. — p. 652-660. — H. SCHOLZ.

Asparagus L.
A. **flagellaris** (Kunth) Bak. — IV : *Schäfer 8001* !

Chlorophytum Ker-Gawl.
C. **stenopetalum** Bak. — I : *Aké Assi 16590* !

Drimia Jacq. ex Willd. — Syn. : *Urginea* auct. *non* Steinh. — JESSOP (1977).
D. altissima (L. f.) Ker-Gawl. — Syn. : *Urginea altissima* (L. f.) Bak.
D. glaucescens (Engl. & K. Krause) H. Scholz, *comb. nov.* — Bas. : *Urginea glaucescens* Engl. & K. Krause, Bot. Jahrb. Syst. 45 : 146 (1910). — Syn. : *Urginia ensifolia* (Thonning) Hepper, *non Drimia ensifolia* Ecklon (1830).
D. indica (Roxb.) Jessop. — Syn. : *Urginea indica* (Roxb.) Kunth.

Urginea : voir *Drimia.*
U. altissima : voir *Drimia altissima.*
U. ensifolia : voir *Drimia glaucescens.*
U. indica : voir *Drimia indica.*

ORCHIDACEAE. — p. 664-681. — F. BUTZIN.

Brachycorythis Lindl.
***B. sceptrum** Schltr. — II : *Aké Assi 16649*!

Habenaria Willd.
***H. leonensis** Dur. & Schinz. — s. loc. : *Aké Assi 16736*!

Nervilia Commers. ex Gaudin.
***N. kotschyi** (Reichb. f.) Schltr. — II : *Schäfer 8069*!

PALMAE. — p. 681-683. — P. HIEPKO.

Ancistrophyllum : voir *Laccosperma.*

Laccosperma (Mann & Wendl.) Drude. — DRANSFIELD (1982).
L. secundiflorum (P. Beauv.) O. Ktze. — Syn. : *Ancistrophyllum secundiflorum* (P. Beauv.) Wendl.

PANDANACEAE. — p. 683. — P. HIEPKO.

Pandanus L. f. — HUYNH (1987).
P. candelabrum : voir *P. crassicollis, P. denudatus, P. kerstingii, P. togoensis.*
****P. crassicollis** Huynh. — Syn. : *P. candelabrum* auct. *p.p.* — p. 683 : *v. Doering 315*! (type). — Ic. : HUYNH (1987) : 8, fig. 12-21.
****P. denudatus** Huynh. — Syn. : *P. candelabrum* auct. *p.p.* — p. 683 : *Hakki et al. 430*! (type). — Ic. : HUYNH (1987) : 10, fig. 22-31.
****P. kerstingii** Warb. ex Huynh. — Syn. : *P. candelabrum* auct. *p.p.* — p. 683 : *Kersting 693*! (type), *Kersting I 53*! — Ic. : HUYNH (1987) : 6, fig. 1-11.
****P. togoensis** Warb. ex Huynh. — Syn. : *P. candelabrum* auct. *p.p.* — p. 683 : *Baumann 223*! (type). — Ic. : HUYNH (1987) : 14, fig. 35-44. — IV : *Grüner s.n.* (FI, *fide* HUYNH, 1987 : 14).

XYRIDACEAE. — p. 685-686. — F. BUTZIN.

Xyris L.
***X. anceps** Lam. — Ic. : FWTA 3 : 53, fig. 334C. — V : *Schäfer 8659*!

BIBLIOGRAPHIE

BRIDSON, D. & VERDCOURT, B., 1988. — Rubiaceae (Part 2). *Flora of tropical East Africa*. Balkema, Rotterdam : 415-747.

BRUNEL, J. F., HIEPKO, P. & SCHOLZ, H., 1985 (1984). — Flore analytique du Togo. Phanérogames. *Englera* 4 : 1-751 ; et GTZ, Eschborn.

BRUNEL, J. F. & ROUX, J., 1985. — Les Phyllanthus (Euphorbiaceae) affines de la section Anisolobium en Afrique intertropicale. *Willdenowia* 15 : 235-254.

CHISUMPA, S. M. & BRUMMITT, R. K., 1987. — Taxonomic notes on tropical African species of Protea. *Kew Bull.* 42 (4) : 815-853.

CLAYTON, W. D. & RENVOIZE, S. A., 1982. — Gramineae (Part 3). *Flora of tropical East Africa*. Balkema, Rotterdam : 451-898.

DRANSFIELD, J., 1982. — Nomenclatural notes on Laccosperma and Ancistrophyllum (Palmae : Lepidocaryoideae). *Kew Bull.* 37 (3) : 455-457.

GEERINCK, D., 1972. — Révision du genre Gladiolus L. (Iridaceae) au Zaïre, au Rwanda et au Burundi. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 42 : 269-287.

HALLÉ, N., 1986. — Celastraceae Hippocrateoideae. *Flore du Gabon* 29 : 1-288.

HEINE, H., 1966. — Acanthacées. *Flore du Gabon* 13 : 1-250.

HUYNH, K.-L., 1987. — Etude des Pandanus (Pandanaceae) d'Afrique occidentale (6e partie) : Espèces du Togo. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 110 : 5-16.

JESSOP, J. P., 1977. — Studies in the bulbous Liliaceae in South Africa : 7. The taxonomy of Drimia and certain allied genera. *J. S. African Bot.* 43 : 265-319.

KERS, K. E., 1986. — Capparidacées. *Flore du Cameroun* 29 : 137.

KOKWARO, J. O., 1986. — Anacardiaceae. *Flora of tropical East Africa*. Balkema, Rotterdam, 59 p.

LANDOLT, E., 1986. — The family Lemnaceae — a monographic study 1. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 71.

LEBRUN, J.-P. & STORK, A., 1984. — Three new combinations in Spermacoce (Rubiaceae). *Kew Bull.* 39 (4) : 778.

LÉONARD, J. & NKOUNKOU, J., 1989. — Révision du genre Spondianthus Engl. (Euphorbiacée africaine). *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 59 : 133-149.

LEUENBERGER, B. E., 1980. — Eine neue Osbeckia (Melastomataceae) aus West-Afrika. *Willdenowia* 10 : 23-25.

RADCLIFFE-SMITH, A., 1987. — Euphorbiaceae (Part 1). *Flora of tropical East Africa*. Balkema, Rotterdam, 407 p.

SCHMID, W., 1987. — *Art, Dynamik und Bedeutung der Segetalflora in maisbetonten Produktionssystemen Togos*. Diss. Universität Hohenheim.

VELDKAMP, J. F., KONING, R. DE & SOSEF, M. S. M., 1986. — Generic delimitation of Rottboellia and related genera (Gramineae). *Blumea* 31 : 281-307.

VELDKAMP, J. F. & SCHOLZ, H., 1988. — The identity of Panicum tenellum Lam. (Gramineae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 10, sect. B, *Adansonia*, nº 4 : 435-436.

WEBSTER, G. L., 1984. — A revision of Flueggea (Euphorbiaceae). *Allertonia* 3 (4) : 259-312.

WEBSTER, R. D., 1987. — *The Australian Paniceae (Poaceae)*. Cramer, Berlin & Stuttgart, 322 p.

WOOD, J. R. I., HILLCOAT, D. & BRUMMITT, R. K., 1983. — Notes on the types of some names of Arabian Acanthaceae in the Forsskal herbarium. *Kew Bull.* 38 (3) : 429-456.

ZIZKA, G., 1988. — Revision der Melinideae Hitchcock (Poaceae). *Biblioth. Bot.* 138 : 1-149.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 447-452.

Trois nouvelles espèces d'*Asclepiadales* du Cameroun

H. HUBER

Résumé : Trois nouvelles espèces, endémiques du Sud et du Centre Cameroun, sont décrites. La première appartient aux *Asclepiadaceae-Secamoneae*; les deux autres, de la famille des *Periplocaceae*, appartiennent au genre *Epistemma* récemment (1982) décrit, et jusqu'ici connu seulement de la Haute Guinée (Côte d'Ivoire, Ghana).

Summary : Three new species endemic in central and south Cameroun are described, one a member of *Asclepiadaceae-Secamoneae* and two of *Periplocaceae*, the latter belonging to the recently (1982) described genus *Epistemma*, hitherto known from Upper Guinea (Ivory Coast, Ghana) only.

Herbert Huber, Universität Kaiserslautern, FB Biologie, Erwin-Schrödinger-Strasse, Postfach 3049, D-6750 Kaiserslautern, République Fédérale d'Allemagne.

Dans le cadre de ma collaboration à la Flore du Cameroun, qui concerne les *Periplocaceae* et *Asclepiadaceae*, j'ai trouvé quelques espèces inconnues jusqu'ici et je saisis l'occasion qui m'est offerte pour les décrire. Je dédie l'une d'entre elles — *Toxocarpus letouzeanus* — à mon vénéré collègue René LETOUZEY, inlassable explorateur de la flore du Cameroun, dont la mort a laissé un si grand vide dans la botanique de l'Afrique Noire.

ASCLEPIADACEAE-SECAMONEAE

Toxocarpus letouzeanus H. Huber, *sp. nov.* — Fig. 1.

Frutex volubilis gracilis ad 4 m altus, caule primum puberulo mox glabrato. Foliorum lamina lanceolata vel ex ovato lanceolata, ad 10 cm longa et 3 cm lata, apice acuminata, basi obtusa, rarius acuta vel rotundata, supra nitens, demum glabrata, subtus opaca, ex albo viridis, praesertim in costa rufopuberula, venis primariis permultis fere horizontalibus 0,5-2 mm inter se distantibus instructa; petiolus 6-10 (-14) mm longus. Inflorescentia in nodo solitaria interpetiolaris multiflora laxa, ob pedunculum communem plerumque obsoletum e basi furcata spurie bina, foliis adiunctis dimidio brevior vel eis fere aequilonga. Flores breviter (0,5-1,5 mm) pedicellati; sepala fere distincta, ex oblongo deltoidea, 1-1,8 mm longa, extus inflorescentiae et pedicellorum modo rufopuberula, intus glabra, cum glandulis rotundatis alternantia; corolla albida, extus basin versus vel ad apicem fere sparsim puberula, ceterum glabra, in alabastro acute conica, in anthesi 5-6 mm longa, tubo campanulato ad 1 mm longo vix aequilato, lobis e basi deltoidea loriformibus, lobis sese sinistrorsum tegentibus dextrorsum contortis. Coronae segmenta latere compressa, praeter apicem subulatum dorso antherarum affixa; antherae antice densissime fimbriolatae; styli processus conicus elongatus, et antheras et coronae apices excedens. Fructus desiderantur. Species hucusque e Cameroun tantum nota.
Species foliis densissime horizontaliter venosis et styli processu producto valde insignis.

TYPE : *de Wilde c.s. 1695* (holo-, P; iso-, YA).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Breteler 941* (P, YA), forest along river Sanaga near Goyoum, 20 km W of Deng Deng, inundated in rainy season, alt. 635 m, january 1961 ; small liana climbing around small shrub, latex white, leaves coriaceous, smooth, shining and medium green above, dull and paler beneath with pale brown nerves, corolla white. *Jacques-Félix 2591* (P, YA), Bangangté, alt. 1300 m, décembre 1938 ; liane, fleur crème. *De Wilde c.s. 1695* (type), N'Kolbisson, ca. 8 km W of Yaoundé, old Microdracoides vegetation on dry rocky mountain slope, alt. ca. 700 m, january 1964 ; liana ca. 4 m tall, milky white juice, on rather marchy place near the summit of the mountain, leaves dark green above, pale whitish-green beneath, corolla creamy-green to white.

PERIPLOCACEAE

Epistemma rupestre H. Huber, *sp. nov.* — Fig. 2.

Frutex rupicola crassicaulis plerumque metralis haud vel vix volubilis, ramis violaceis, primum minutissime puberulis mox glabratis, internodiis decussatim compressis. Foliorum lamina late elliptica vel obovata, ad 12 cm longa et 7 cm lata, apice breviter acuminata, basi obtusa vel rotundata, supra in costa nequaquam verrucosa, in venis puberula, ceterum glabrescens, subtus densius puberula, nonnumquam fere velutina, venis primariis maioribus oblique patentibus, in quoque latere circiter decem ; petiolus 4-15 mm longus.

Inflorescentia terminalis vel spurie lateralis tunc oblique interpetiolaris, brevius pedunculata, multiflora, coarctata, quam folia adiuncta brevior. Flores pedicellis 1-1,5 cm longis suffulti ; sepala fere discreta, ovata, acuta, ad 3 mm longa, extus inflorescentiae et pedicellorum modo puberula, intus glabra, cum glandulis conspicuis conicis triangularibus alternatia ; corolla sordide purpurea, in alabastro fere sphaerica, ad anthesin 1-1,2 cm lata, utrinque glabra, tubo cupularis 2-3 mm alto, intus a plicis radialibus prominentibus cum corollae lobis alternantibus instructo, lobis oblique ovatis, tubo duplo longioribus, lobis sese dextrorsum tegentibus. Coronae segmenta filiformia, apicem versus leviter clavata, in parte distali 1/3 vel 1/5 pilosula, quam stamina longiora ; antherarum apiculus quam anthera ipsa dimidio vel ultra brevior.

Folliculi horizontaliter patentes vel leviter reflexi, ad 12 cm longi et 1,5 cm lati, breviter apiculati, in maturitate glabri ; semina praeter comam glabra, rufobrunnea, ex oblongo ovata, comam versus attenuata vix rostrata, ad 6,5 mm longa 1,7 mm lata.

Species ut videtur in Cameroun endemica.

TYPE : *Leeuwenberg 5455* (holo-, P ; iso-, YA).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Leeuwenberg 5455* (type), near Nkolbisson, 7 km W of Yaoundé, alt. 750 m, on granitic rock, april 1965 ; shrub, 1,5 m high ; latex ; leaves coriaceous, pale green, midrib and veins dark red beneath, flowers dirty red, calyx pale green. *Letouzey 7827* (P, YA), pentes du mont Yangba près Nyafianga (42 km NNE de Bafia), roches granitiques vers 1200 m, septembre 1966 ; arbuste ht. 1 m à rameaux élastiques recourbés, rouges au-dessous, follicules olivâtres de 12 cm × 15 mm × 12 mm. *Letouzey 9994* (P, YA), rocher d'Ako'akas, 25 km SE Ebolowa sur piste d'Envindissi, février 1970 ; plante arbustive, diffuse, ne s'élevant pas à plus d'un mètre, à rameaux noueux violacés, feuilles atteignant pour le pétiole jusqu'à 1,5 cm et pour le limbe jusqu'à 10,5 × 6,5 cm ; follicules atteignant jusqu'à 60 × 15 × 12 mm ; sur dalles rocheuses avec *Nephrolepis biserrata, Clappertonia polyandra, Euphorbia kamerunica. Villiers 1048, eod. loc.*, avril, fl. *De Wilde 7462* (YA), *eod. loc.*, septembre, fl. *De Wilde 7770* (YA), *eod. loc.*, septembre, fr.

Epistemma decurrens H. Huber, *sp. nov.* — Fig. 3.

Frutex epiphyticus crassicaulis, ramis decidue puberulis mox glabratis, internodiis decussatim compressis. Foliorum lamina ovata vel ex ovato elliptica, ad 13 cm longa et 7 cm lata, breviter et obtuse

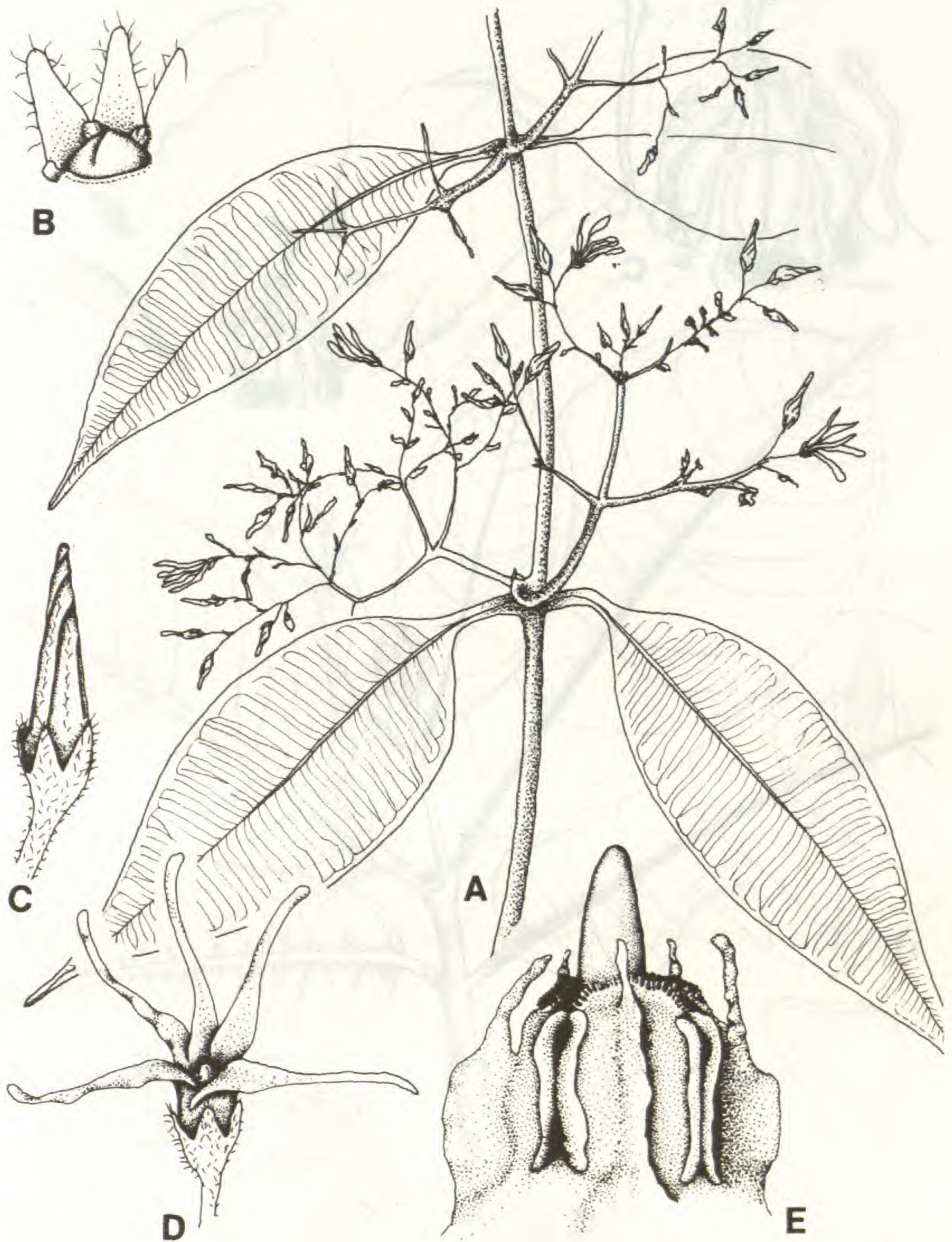


Fig. 1. — **Toxocarpus letouzeanus** H. Huber : **A**, feuilles et inflorescence, × 1 (*de Wilde c. s. 1695*); **B**, calice avec les glandes alternisépales, × 14 (*Breteler 941*); **C**, bouton, × 7 (*de Wilde 1695*); **D**, fleur, × 7 (*de Wilde 1695*); **E**, étamines avec style et couronne, × 50 (*Breteler 941*).



Fig. 2. — **Epistemma rupestre** H. Huber : **A**, rameau feuillé, × 0,7 ; **B**, corolle vue de dedans, × 7 ; **C**, couronne avec étamines, × 20 ; **D**, inflorescence, × 0,7 ; **E**, étamine, × 14 ; **F**, translateur, × 70. (*Leeuwenberg 5455*).

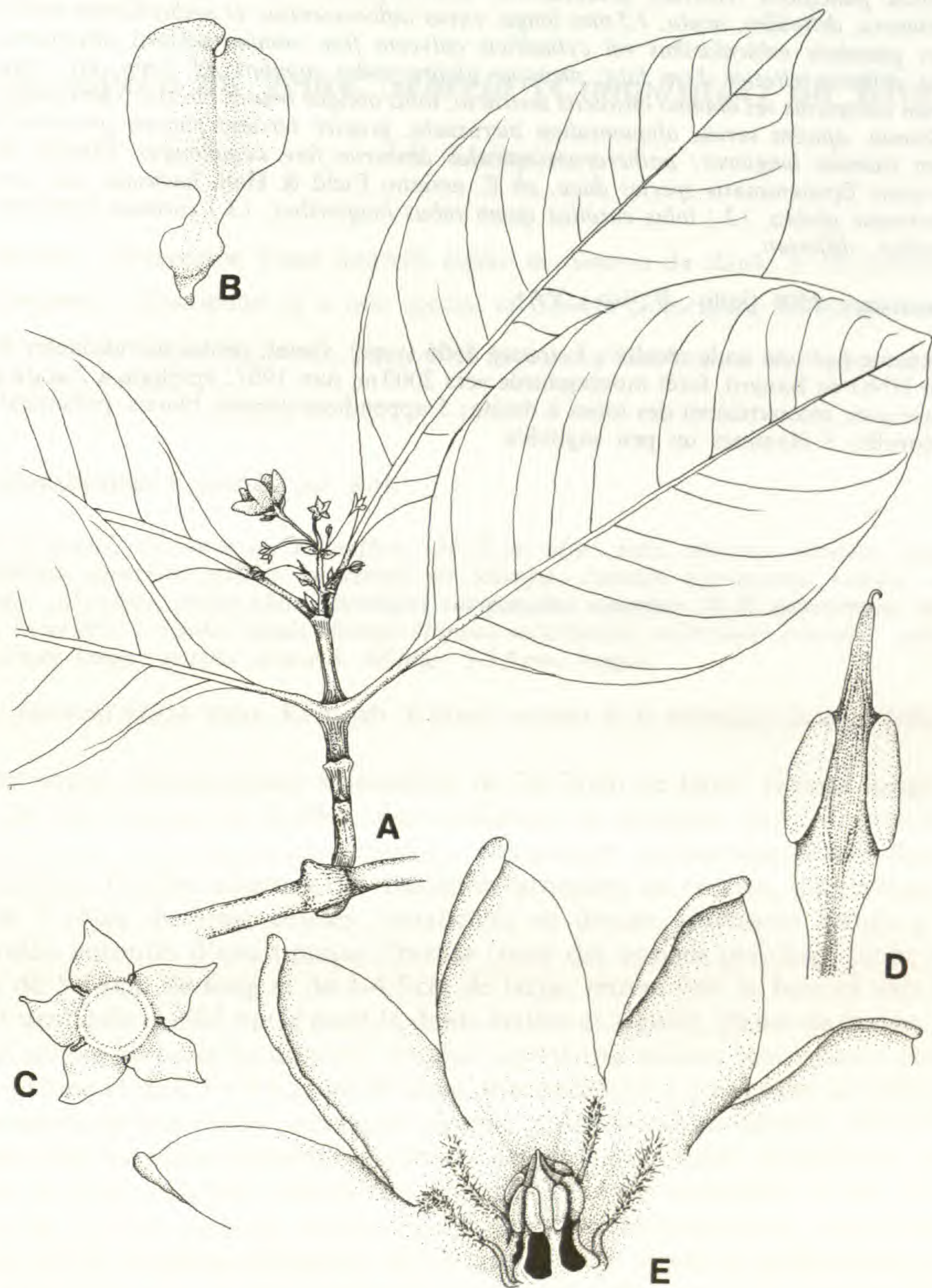


Fig. 3. — **Epistemma decurrens** H. Huber : **A**, rameau fleuri, × 0,7 ; **B**, translateur, × 70 ; **C**, calice avec les glandes alternisépales, × 7 ; **D**, étamine, × 25 ; **E**, corolle du decans, × 7. (*Letouzey 8606*).

acuminata, basi obtusa, in petiolum cuneatim decurrente, primum in costa venisque puberula, demum utrinque glabrata, venis primariis maioribus oblique patentibus, in quoque latere 6-9 ; petiolus 1-2 cm longus.

Inflorescentia pauciflora, ceterum praecedentis. Flores pedicellis ad 1 cm longis suffulti ; sepala brevissime coniuncta, deltoidea, acuta, 1,5 mm longa, extus inflorescentiae et pedicellorum modo puberula, intus glabra et glandulis orbicularibus vel cylindricis calycem fere omnino adnatis alternantia ; corolla ochroleuca, ad anthesin circiter 1 cm lata, utrinque glabra, tubo cupulari ad 2 mm alto, intus a plicis radialibus parum conspicuis vel omnino obsoletis instructo, lobis oblique ovatis, circiter 5 mm longis. Coronae segmenta filiformia, apicem versus aliquantulum incrassata, praeter tertiam partem proximalem densius villosula, quam stamina longiores ; antherarum apiculus antherae fere aequilongus. Fructus desunt.

Hic descriptae Epistemmatis *species duae, ab* E. assiano Field & Hall, *hucusque sola species nota, (1.) corolla utrinque glabra, (2.) lobis corollae quam tubus longioribus, (3.) coronae segmentis gynostegium excedentibus, differunt.*

TYPE : *Letouzey 8606* (holo-, P ; iso-, YA).

Espèce connue par une seule récolte : *Letouzey 8606* (type), Gotel, pentes méridionales du Tchabel Ouade (30 km NNO de Banyo), forêt montagnarde vers 2000 m, juin 1967 ; épiphyte à 2 m du sol ; latex ; corolle jaunâtre avec recouvrement des lobes à droite ; 5 appendices dressés, blancs, pubescents entre les lobes de la corolle, 5 étamines un peu sagittées.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 453-454.

Nouvelle espèce du genre *Senecio* (*Compositae*) du Kivu (Zaïre)

S. Lisowski

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Senecio* du Zaïre, *S. letouzeyanus* Lisowski.

Summary : Description of a new species of *Senecio* from Zaïre, *S. letouzeyanus* Lisowski.

S. Lisowski, Adam Mickiewicz University, Institute of Geobotany, Al. Stalingradzka 14, 61-713 Poznan, Poland.

Senecio letouzeyanus Lisowski, *sp. nov.*

Herba perennis, rhizomatosa, stolonifera, 24-70 cm alta ; folia inferiora rosulata, longe petiolata, anguste elliptica, superiora sessilia, lanceolata vel oblonga ; capitula heterogama, radiata, multiflora, 9-10 mm longa, caliculata, pedunculata ; involucri campanulati squamae 19-20 glaberrimae vel puberulae ; flores flavi, exteriores ♀, ligulati ligula oblongo-elliptica vel elliptica ; styli ramis truncatis ; achaenia glabra, costata, 3,2 mm longa ; pappus setaceus, albidus, 5-5,5 mm longus.

Type : *Lisowski 94954*, Zaïre, Kivu, Mt. Kahusi, sommet de la montagne (holo-, POZG ; iso-, BR).

Herbe vivace, rhizomateuse, stolonifère, de 24-70 cm de haut ; stolons longs, radicants, terminés par des rosettes de feuilles ; tiges solitaires ou groupées par 2-3, ramifiées dans la partie supérieure, subcylindriques, côtelées, éparsement pubescentes-arachnoïdes dans les sillons, feuillées. Feuilles alternes, les basilaires groupées en rosette, longuement pétiolées ; pétioles de 5-14 cm de long, côtelés, canaliculés en dessus, fortement élargis à la base et amplexicaules, entourés d'une tunique fibreuse (reste des anciens pétioles) ; limbe étroitement elliptique, de 5-15 cm de long et de 1-4,5 cm de large, rétréci vers la base et vers le sommet, densement denticulé et cilié sur le bord (à dents étalées et aiguës), glabre en dessus, légèrement pubérulent sur les nervures en dessous ; feuilles supérieures sessiles, lancéolées à oblongues, de 3,5-13 cm de long et de 0,7-1,5 (-2) cm de large, subcordées et ± auriculées ou subsagittées à la base, légèrement amplexicaules ; nervation pennée, proéminente en dessous ; nervures latérales nombreuses, très ramifiées-réticulées. Capitules hétérogames, radiés, multiflores, campanulés, de 9-10 mm de long, caliculés, pédonculés, groupés en cymes terminales lâches, 2-6-céphales ; pédoncules de 1,5-7 cm de long, munis d'un indument arachnoïde épars, bractéolés ; bractées involucrales 19-20, linéaires-oblongues, de 8-9 mm de long, aiguës et pubérulentes au sommet, glabres à pubérulentes sur le dos, scarieuses sur le bord ; calicule à 11-12 bractées filiformes, de 4-5 mm de long, munies d'un tomentum arachnoïde épars. Fleurs jaunes, les périphériques ♀, fertiles, 8 par capitule, ligulées, ligule oblongue-elliptique, de 11-13 mm de long et de 4-5 mm de large, 7-nervée, 3-denticulée au sommet ; tube de 4 mm de long. Fleurs centrales ⚥, 55-58 par capitule, tubuleuses ; corolle de 6,5-8 mm de long, à tube enflé à la base, à partie supérieure

infundibuliforme de 4-5 mm de long, 5-lobée ; lobes triangulaires, de 1-1,2 mm de long, subobtus et papilleux au sommet. Anthères linéaires, de 2,5-3 mm de long, sagittées à la base, à appendice apical lancéolé, obtus au sommet ; collet des filets linéaire, non élargi vers la base, de 0,5-0,6 mm de long. Style à branches de 1,5 mm de long, tronquées au sommet. Akènes cylindriques, de 3,2 mm de long, côtelés, glabres ; pappus sétacé, blanc, de 5-5,5 mm de long ; soies scabres.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — ZAÏRE : Kivu, Mt. Kahuzi, sommet de la montagne : *Boutakoff 459* (BR), *Lisowski 94954* (type), *Mertens 44* (BR), *Petit 305* (BR), *Pierlot 193* (BR) ; *ibid.*, flanc de la montagne : *Hendrickx 60 (BR)*, *Léonard 4785* (BR) ; *ibid.*, flanc S de la montagne : *Ern 136* (BR), *Lisowski 94267* (BR, POZG).

HABITAT : Bosquets à Ericacées et bambous, prairies alpines, rochers ; de 2700 à 3308 m d'altitude.

NOMS VERNACULAIRES : Mukunduzimu, Munyamarha (dial. mashi).

OBSERVATIONS : Plante ressemblant à *Senecio sabinjoensis* Muschler, mais en différant entre autres par la présence de longs stolons, par les feuilles beaucoup plus longuement pétiolées, par les capitules de 9-10 mm de long (et non de 13-14 mm de long), par le collet des filets des étamines linéaire, non élargi vers la base et de 0,5-0,6 mm de long (et non très court, de 0,2 mm de long, s'élargissant vers la base — obpyriforme), par le tube de la corolle des fleurs ⚥ plus large.

J'ai l'honneur de dédier ce taxon nouveau à R. LETOUZEY, afin de rendre hommage à ce botaniste français, illustre spécialiste en botanique tropicale africaine.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia,* nº 4 : 455-457.

L'identité d'*Artabotrys rhopalocarpus* Le Thomas, Annonacée africaine

P. Bamps & A. Le Thomas

Résumé : Mise en synonymie d'*Artabotrys rhopalocarpus* Le Thomas avec l'espèce zaïroise *A. congolensis* De Wild. & T. Durand dont l'aire de répartition est considérablement élargie.

Summary : *Artabotrys rhopalocarpus* Le Thomas is considered a synonym of *A. congolensis* De Wild. & T. Durand, of which the known distribution is therewith considerably extended.

Paul Bamps, Jardin botanique national de Belgique, Domaine de Bouchout, 1860 Meise, Belgique.
Annick Le Thomas, Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

En examinant les collections indéterminées d'*Annonaceae* de l'herbier du Jardin botanique de Belgique à Meise, nous avons identifié un échantillon florifère d'*Artabotrys*, récolté par Evrard dans le nord-ouest du Zaïre, comme appartenant à l'espèce *A. congolensis* De Wild. & T. Durand, connue jusqu'à ce jour uniquement par son type.

Nous avons pu constater qu'il n'existait pas de différence significative entre cette espèce et celle décrite en 1966 par l'un de nous (A. L. T.) sous le nom de *A. rhopalocarpus* et typifiée par un spécimen originaire de la République centrafricaine, non loin du lieu de récolte d'Evrard. En effet, les deux espèces présentent en commun les caractères suivants : port lianeux; rameaux et ramilles glabres; feuilles glabres, à pétiole épais; limbe foliaire coriace, ± elliptique, brusquement et longuement acuminé au sommet et pourvu de 7-11 paires de nervures secondaires très espacées; inflorescences pauciflores, à axe et pédoncule recourbés en un crochet épais; fleurs verdâtres, à sépales triangulaires et à pétales charnus, pubérulents à tomentelleux sur les deux faces, les externes largement ovales, les internes plus étroits avec les 2/3 supérieurs de forme losangique-lancéolée et le 1/3 inférieur fortement épaissi et dilaté en une sorte de cuilleron recouvrant les étamines.

Il convient cependant de préciser que chez *A. congolensis*, certaines feuilles ont tendance à avoir une base subarrondie alors qu'elle semble plus uniformément cunéiforme chez *A. rhopalocarpus*. Quant aux dimensions des différents organes de la plante, elles nous semblent très comparables, comme le montre le tableau ci-dessous :

	A. congolensis	*A. rhopalocarpus*
Pétiole	7-15 mm	7-14 mm
Limbe foliaire long de	7-20 cm	(8)15-26 cm
large de	3-10 cm	(4)6-11 cm
Pédicelle long de	env. 9 mm	10-15 mm
Sépales longs de	5-6 mm	5-8 mm
larges de	7 mm	3,5-6 mm
Pétales externes longs de	25 mm	17-25 mm
larges de	9 mm	8-14 mm
Pétales internes longs de	21 mm	11-17 mm
larges de	7 mm	5-7 mm
Etamines longues de	env. 2 mm	1,5-2 mm
Carpelles	env. 15	15-20
Ovules basilaires	2	2

L'absence de fruits dans les deux échantillons zaïrois ne nous semble pas un argument suffisant pour maintenir les deux espèces séparées.

En conséquence, la synonymie et la distribution de l'unique espèce retenue s'établissent somme suit :

Artabotrys congolensis De Wild. & T. Durand.

Contrib. Fl. Congo I : 2 (1899); Ann. Mus. Congo, Bot., ser. 1, 1 : 165, *tab. 83* (1901); T. & H. Durand, Syll. Fl. Cong. : 22 (1909); Engl. & Diels, Monogr. Afr. Pflanzenfam. 6 : 74 (1901); Boutique, Fl. Congo Belge et Ruanda-Urundi 2 : 317 (1952).

— *A. rhopalocarpus* Le Thomas, Adansonia, ser. 2, 6 : 591, *tab. 1* (1966); Fl. Gabon 16 : 138, *tab. 25* (1969). *Syn. nov.*

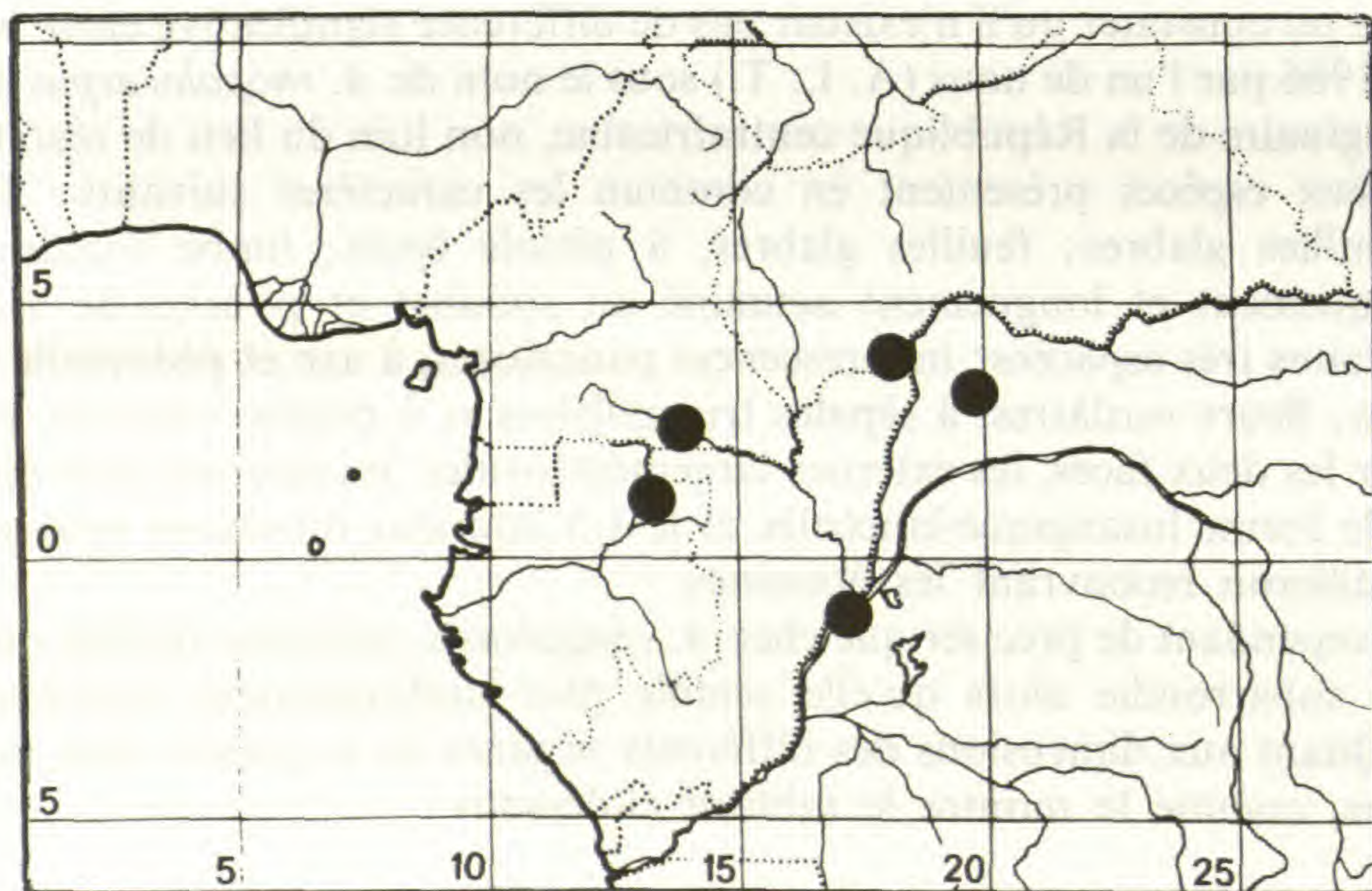


Fig. 1. — Distribution d'**Artabotrys congolensis** De Wild. & T. Durand.

DISTRIBUTION (Fig. 1). — GABON : *N. Hallé & Le Thomas 136*, Bélinga (P) ; *432* (BR, P) ; *N. Hallé* (BR, P) ; *4066* (P). — RÉPUBLIQUE CENTRAFRICAINE : *Tisserant 2242*, Boukoko (holotype de *A. rhopalocarpus*, P, isotypes BM, BR) ; *2436* (BM, BR, P). — ZAÏRE : *Evrard 1173*, Boketa (BR) ; *Dewèvre 819*, Lukolela (holotype de *A. congolensis*, BR). — CAMEROUN : *Letouzey 12016* (P, YA), près de Nkongouk II, entre Lomié et Souanké, à 15 km SSW de Ngoila.

Cette liane, apparemment peu fréquente, a cependant été retrouvée par R. LETOUZEY dans la région peu explorée du sud-est du Cameroun en forêt dense de type semi-caducifolié.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 459-460.

A propos de *Gambeya africana* (A. DC.) Pierre (*Sapotaceae*)

L. Liben

Résumé : Le nom de *Gambeya africana* (A. DC.) Pierre peut être maintenu ; il a en effet été néotypifié par Aubréville (1964), et l'identité de *Chrysophyllum africanum* A. DC. avec *C. delevoyi* De Wild., établie par Heine (1963), est hautement invraisemblable.

Summary : The name *Gambeya africana* (A. DC.) Pierre can be maintained ; it has indeed been neotypified by Aubréville (1964) and the identity of *Chrysophyllum africanum* A. DC. with *C. delevoyi* De Wild., as established by Heine (1963) is highly unlikely.

Louis Liben, Jardin botanique national de Belgique, Domaine de Bouchout, 1860 Meise, Belgique.

Gambeya africana (A. DC.) Pierre

Notes Bot. Sapot. : 63 (1891) ; Aubrév., Fl. Cameroun 2 : 114 (1964). Type : *Mann 1154*, Bioko (néo-, P).
— *Chrysophyllum africanum* A. DC. *in* DC., Prodr. 8 : 163 (1844).
— *C. macrophyllum* Sabine ex G. Don, Trans. Hort. Soc. Lond. 5 : 458 (1824), *nom. illeg. non* Lam. (1797).
— *C. africanum* var. *likimense* De Wild., Feddes Repert. 13 : 376 (1914).
— *C. africanum* var. *casteelsii* De wild., Pl. Bequaert. 4 : 119 (1926).
— *C. edule* Hoyle, Kew Bull. 1932 : 129 (1932).
— *C. delevoyi* auct. *non* De Wild. : Heine *in* Hutch. & Dalz., Fl. West Trop. Afr., ed. 2, 2 : 28 (1963) ; Hemsley, Kew Bull. 20 : 465 (1966), *p.p. excl. C. lungi* De Wild.

Dans la Fl. West Trop. Afr., Heine (*loc. cit.*, 1963) met *Chrysophyllum africanum* A. DC. en synonymie avec *C. delevoyi* De Wild., Pl. Bequaert. 4 : 126 (1926).

Ce n'est que trois ans plus tard que Hemsley (Kew Bull. 20 : 461, 1966) donne une justification détaillée de cette synonymie. Il montre en effet que *C. africanum* A. DC. est un « *nomen dubium* », personne ne sachant très bien à quelle plante il s'applique vraiment ; recherchant le nom le plus ancien qui puisse s'appliquer avec certitude à ce que la plupart des auteurs appellent *C. africanum*, il conclut que c'est *C. delevoyi* qu'il convient de choisir. Or, des arguments tant d'ordre taxonomique que d'ordre nomenclatural plaident contre ce choix. Au point de vue taxonomique, il est pour le moins hasardeux de réunir, comme l'a fait Heine, *Chrysophyllum africanum* A. DC. et *C. delevoyi* De Wild. : remarquons d'abord que cette dernière espèce comprend un rameau feuillé et des fruits et graines séparés : nous n'avons donc aucune preuve que le rameau provienne d'un arbre adulte ; on peut en tout cas aussi bien — et c'est la solution que j'adopte — le rapprocher de *G. gorungosana* (Engl.) Liben que de *G. africana* ; les collections de BR contiennent en effet, parmi le matériel de *G. gorungosana*,

plusieurs spécimens stériles (probablement de jeunes rejets) dont les feuilles s'écartent des feuilles caractéristiques de l'espèce, qui sont plus petites, plus coriaces, à nervures plus rapprochées et à indument plus nettement jaune orangé; les deux espèces sont cependant très voisines et il n'est pas toujours facile de décider de l'appartenance d'un spécimen à l'une ou à l'autre de ces espèces.

Au point de vue phytogéographique, il est invraisemblable que *G. africana* se trouve au Haut-Katanga vers 1700 m d'altitude : toutes les autres récoltes de *G. africana* en Afrique Centrale ne dépassent guère 1000 m d'altitude, tandis que toutes les récoltes de *G. gorungosana* se situent entre 1300 et 2400 m. Aucune des deux espèces n'est représentée au Haut-Katanga, si ce n'est éventuellement par la seule récolte de DELEVOY; cet auteur écrit d'ailleurs (Quest. For. Kat. 1 : 239, 1928) au sujet de la forêt de Nzawa où son herbier a été récolté : « une mention particulière doit être réservée à la forêt supérieure du Mont Nzawa, qui diffère absolument de tout ce qui a été vu jusqu'à présent, tant par l'allure de la végétation que par les espèces ». Parmi celles-ci, on peut citer : *Trichila emetica* Vahl, *Entandrophragma delevoyi* De Wild., *Brachystegia bussei* Harms, *Croton megalocarpus* Hutch., toutes espèces à affinités bien plus zambéziennes que guinéennes, et dont aucune ne pénètre dans la forêt équatoriale guinéo-congolaise.

Au point de vue nomenclatural, remarquons tout d'abord que HEMSLEY (*loc. cit*., 1966) néglige le fait qu'entre la publication de Fl. West Trop. Afr. (1963) et le moment où il écrit (1966), a paru la Flore du Cameroun (1964) où AUBRÉVILLE (p. 114) désigne explicitement l'échantillon *Mann 1154*, du Bioko, comme « lectotype de *Chrysophyllum africanum* de G. Don et A. De Candolle ». Cette typification enlève à ce nom sa qualité de *nomen dubium*. Ce qui est moins clair, c'est tout d'abord la raison pour laquelle AUBRÉVILLE appelle alors son espèce *Gambeya africana* (Baker) Pierre et non pas *G. africana* (A. DC.) Pierre. Il commet une seconde erreur en parlant de « lectotype » alors que manifestement il s'agit d'un « néotype ». Enfin, sa note infrapaginale est embrouillée et contradictoire avec sa désignation d'un néotype. En présence de toute cette littérature assez confuse, il nous reste deux solutions : la première serait de s'en tenir à la solution HEMSLEY et choisir le nom le plus ancien — mais postérieur à DE CANDOLLE — qui puisse convenir, en l'occurrence, ce serait *Chrysophyllum edule* Hoyle. La seconde solution, que j'adopte, consiste à accepter et confirmer, conformément à l'article 8.1 du Code de Nomenclature, la néotypification proposée par AUBRÉVILLE; cette solution a l'avantage d'éviter encore un nouveau nom et de remettre en honneur *Gambeya africana* (A. DC.) Pierre, basé sur *Chrysophyllum africanum* A. DC., très largement connu des forestiers et des botanistes.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 461-468.

Clef des *Violaceae* ligneuses pour la partie occidentale de l'Afrique centrale

J. J. Bos

Résumé : Une clef provisoire pour les espèces des genres *Allexis, Decorsella* et *Rinorea* de la région intermédiaire non considérée par les Flores de l'Afrique de l'Ouest et Centrale est présentée. L'existence de 55 espèces de *Violaceae* pour cette région est admise et elles sont énumérées avec leurs protologues.

Summary : A tentative key for *Allexis, Decorsella* and *Rinorea* species is presented for the intermediate area not covered by either the Flora of West Tropical Africa or that of Central Africa. The existence of 55 species of *Violaceae* is recognized for this area and they are listed with their protologues.

J. J. Bos, Département de Phytotaxonomie, Université Agronomique de Wageningen, B.P. 8010, 6700 ED Wageningen, Pays-Bas.

En 1968, le Dr. René Letouzey m'avait aimablement invité à m'établir pour un séjour de deux ans à Kribi (Cameroun), afin de prospecter les forêts de la région. Plus d'un demi siècle auparavant, celle-ci avait été activement explorée par des botanistes allemands. La plupart de leurs spécimens, qui ont permis de publier des espèces nouvelles, ont été irréparablement perdus lors du désastre du Muséum de Berlin. Letouzey espérait que cette nouvelle prospection permettrait de faire la lumière sur l'identité de beaucoup d'espèces fondées sur ces récoltes allemandes disparues.

La plupart de mes échantillons du Cameroun sont identifiés mais il reste encore quelques genres assez difficiles à déterminer. Je viens d'achever le classement des Violacées ligneuses, assez fréquemment rencontrées en forêt, mais difficiles à repérer dans la littérature.

R. Letouzey demeure avant tout le doyen de la phytogéographie camerounaise, et il me semble justifié de lui dédier cette modeste contribution à la connaissance de la flore du Cameroun et des pays voisins.

CLEF DES VIOLACÉES LIGNEUSES DE LA PARTIE OCCIDENTALE DE L'AFRIQUE CENTRALE

Les représentants ligneux des Violacées de la plupart des régions d'Afrique ont fait l'objet de traitements dans les flores ; toutefois, pour le Cameroun, le Gabon et les pays limitrophes, il n'existe pas de travaux comparables. Les protologues des espèces décrites de ces pays sont

extrêmement dispersés dans la littérature allemande, anglaise et française, ce qui rend très difficile leur identification pour cette région; aussi, une révision de ce groupe serait particulièrement utile.

Confronté à cette lacune, j'ai recherché l'ensemble des taxons dont l'existence avait été signalée dans ces pays. Il en ressort que les 37 espèces de Flora of West Tropical Africa et les 40 espèces de la Flore de l'Afrique Centrale ne recouvrent que partiellement celles qui nous concernent. Une comparaison des protologues avec les nombreuses récoltes récentes disponibles à Wageningen m'a conduit à admettre l'existence de 55 espèces pour cette région. Bon nombre de celles-ci ne figurent pas dans les deux Flores citées. Par conséquent, la région occidentale de l'Afrique centrale est certainement la plus riche en espèces de Violacées ligneuses de tout le continent africain.

J'ai été amené à établir une clef provisoire des 55 espèces retenues en me fondant uniquement sur leurs protologues; elle est destinée à aider tous ceux qui ont à identifier du matériel de cette région. Il est clair que ce travail ne prétend en aucune manière se substituer à une véritable révision taxonomique de ce groupe. Des recherches beaucoup plus approfondies sur tout le matériel récolté dans ces pays conduiront très probablement à des changements importants du nombre et de la délimitation des espèces admises actuellement. L'utilisateur est cordialement invité à faire toutes les corrections qu'il jugera utile d'autant que les futures contributions à notre connaissance de ce groupe assez mal connu seront très bienvenues. Les espèces qui figurent dans la clef sont énumérées seulement avec la citation de leur protologue car je pense, qu'au stade actuel, préciser davantage leur définition est sans objet.

1. Plante cauliflore; fleurs au moins présentes au-dessous de la partie feuillée. (*Allexis spp.*) 2
   Fleurs disposées vers l'extrémité des rameaux 4
2. Feuilles de plus de 50 cm de long .... *A. cauliflora*
   Feuilles de moins de 50 cm de long 3
3. Feuilles à base cunéiforme, pétiolées .... *A. obanensis*
   Feuilles à base panduriforme, sessiles .... *A. batangae*
4. Inflorescence axillaire; fleurs zygomorphes; valves des fruits à déhiscence précoce : graines étalées se développant à l'air sur des placentas ramifiés .... *Decorsella paradoxa*
   Plante présentant ni cette combinaison de caractères, ni cette « gymnospermie ». (*Rinorea spp.*) 5
5. Sépales à nervures proéminentes 6
   Sépales à nervures non proéminentes 20
6. Feuilles pourvues de points glanduleux sur la face inférieure 7
   Feuilles sans points glanduleux 9
7. Fleurs disposées en grappe .... *R. breviracemosa*
   Fleurs disposées en panicules 8
8. Extrémités et pétioles pourvus de poils .... *R. gilletii*
   Extrémités et pétioles sans poils .... *R. comperei*
9. Dents épineuses sur le bord des feuilles .... *R. ilicifolia* (*R. ?wagemansii*)
   Dents non épineuses, bord de feuilles variablement serrulé à subentier 10
10. Inflorescences presque toujours terminales 11
    Inflorescences aussi souvent axillaires que terminales, ou toutes axillaires 14
11. Quelques sépales de moins de 2 mm de long 12
    Tous les sépales d'au moins 2 mm de long 13
12. Inflorescence pourvue de poils .... *R. keayi*
    Inflorescence glabre .... *R. cerasifolia*
13. Feuilles obovées, environ deux fois plus longues que larges .... *R. crassifolia*
    Feuilles oblongues-elliptiques, au moins trois fois plus longues que larges .... *R. afzelii*



Fig. 1. — **Rinorea ebolowensis** Brandt. D'après A. Taton, 1969, *Violaceae*, Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi, Bruxelles.

14. La plupart des feuilles de moins de 10 cm de long 15
Feuilles généralement de plus de 10 cm de long 18
15. Fleurs disposées en grappes 16
Fleurs disposées en panicules .... *R. wagemansii*
16. Filets des étamines nettement soudés à la base en un tube 17
Filets des étamines libres et, si courtement soudés, ne formant pas de tube; appendice du connectif plus court que l'anthère .... *R. microglossa*
17. Bord du tube staminal avec poils; pétales entièrement réfléchis .... *R. angustifolia*
Bord du tube staminal sans poils; pétales non réfléchis .... *R. breviracemosa*
18. Quelques sépales de moins de 2 mm de long 19
Tous les sépales de plus de 2 mm de long .... *R. caudata*
19. Poils présents sur l'ovaire; fruit avec réticulation proéminente .... *R. ebolowensis*
Ovaire glabre, fruit finement tuberculé .... *R. convallarioides*
20. Base de feuille cordée-panduriforme 21
Base de feuille non cordée, de ± cunéiforme à arrondie 31
21. Feuilles pourvues de points glanduleux sur la face inférieure 22
Feuilles sans points glanduleux 25
22. Poils présents sur la face inférieure des feuilles .... *R. gilletii*
Face inférieure des feuilles glabre 23
23. Sépales ne dépassant pas 2 mm de long .... *R. kibbiensis*
Sépales de plus de 2 mm de long 24
24. Extrémités et pétioles glabres .... *R. ledermannii*
Extrémités et pétioles pubescents .... *R. longisepala*
25. Feuilles de moins de 10 cm de long .... *R. bussei*
Feuilles généralement de plus de 10 cm de long 26
26. Feuilles glabres à la face inférieure 27
Feuilles munies de poils à la face inférieure, même hors nervures 30
27. Sépales ne dépassant pas 2 mm de long .... *R. kibbiensis*
Sépales de plus de 2 mm de long 28
28. Fleurs en grappe; fruits remarquablement lobulés-papilleux .... *R. zenkeri*
Fleurs non en grappes; fruits non papilleux 29
29. Appendice du connectif plus petit que l'anthère; fruits rugueux-furfuracés ... *R. oblanceolata*
Appendice du connectif de même taille ou plus long que l'anthère; fruits finement tuberculés. .... *R. kisavuensis*
30. Calice velu à l'extérieur .... *R. dionysiana*
Calice glabre à l'extérieur .... *R. sciaphila*
31. Feuilles pourvues de points glanduleux sur la face inférieure 32
Feuilles sans points glanduleux 43
32. Feuilles de moins de 10 cm de long .... *R. malembaensis*
Feuilles généralement de plus de 10 cm de long 33
33. Quelques pétioles de plus de 3 cm de long 34
Tous les pétioles ⩽ 3 cm de long 37
34. Tous les rameaux de l'inflorescence sensiblement de même longueur 35
Rameaux de l'inflorescence très inégaux, ceux de la base beaucoup plus longs que ceux du sommet. 36
35. Calice velu à l'extérieur .... *R. kamerunensis*
Calice glabre à l'extérieur .... *R. subsessilis*
36. Nervures glabres à la face inférieure des feuilles; fruits finement tuberculés .... *R. subsessilis*
Poils présents à la face inférieure des feuilles; fruits lisses .... *R. welwitschii*
37. Feuilles totalement glabres à la face inférieure 38
Au moins quelques poils sur les nervures primaires de la face inférieure des feuilles 40
38. Ovaire glabre; fruit lisse .... *R. parviflora*
Ovaire pubescent 39



Fig. 2. — **Rinorea oblongifolia** (C. H. Wright) Marquand ex Chipp. D'après A. Taton, 1969, *Violaceae*, Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi, Bruxelles.

39. Inflorescences axillaires et terminales; sépales jusqu'à 3 mm de long; fruit finement tuberculé. .... *R. subsessilis*
Inflorescence terminale; sépales de plus de 3 mm de long (fruit inconnu) ... *R. subglandulosa*
40. Pétioles généralement de plus de 1 cm de long .... *R. welwitschii*
Pétioles ne dépassant pas 1 cm de long 41
41. Ovaire hirsute .... *R. sapinii*
Ovaire pubérulent 42
42. Extrémités et axe de l'inflorescence glabres; sépales longs de 6 mm .... *R. johnstonei*
Extrémités et axe de l'inflorescence pubescents; sépales longs de 4 mm .... *R. talbotii*
43. Feuilles généralement de moins de 10 cm de long 44
Feuilles généralement de plus de 10 cm de long 47
44. Sépales ne dépassant pas 2 mm de long 45
Sépales de plus de 2 mm de long 46
45. Inflorescences axillaires et terminales .... *R. tortuosa*
Inflorescences toutes terminales .... *R. raymondiana*
46. Aisselles des nervures primaires pourvues de domaties pubescentes à la face inférieure des feuilles. .... *R. rudolphiana*
Domaties absentes .... *R. whytei*
47. Feuilles totalement glabres à la face inférieure 48
Poils présents au moins sur la nervure médiane à la face inférieure des feuilles 57
48. Axe de l'inflorescence glabre 49
Axe de l'inflorescence pubescent 50
49. Pétioles de plus de 3 cm de long .... *R. seleensis*
Pétioles ne dépassant pas 3 cm .... *R. cerasifolia*
50. Pétioles de plus de 3 cm de long 51
Pétioles de moins de 3 cm de long 53
51. Rameaux d'une même inflorescence inégaux (peut-être aussi *R. pilosa*?) 52
Rameaux d'une même inflorescence égaux; fruits lisses .... *R. preussii*
52. Fruits lisses .... *R. adnata*
Fruits rugueux-furfuracés .... *R. oblongifolia*
53. Quelques sépales de moins de 2 mm de long 54
Tous les sépales de 2 mm de long ou plus 55
54. Fruits à réticulation proéminente .... *R. subintegrifolia*
Fruits finement tuberculés .... *R. aylmeri*
55. Ovaire pubescent .... *R. pilosa*
Ovaire glabre 56
56. Pétiole glabre .... *R. longifolia*
Pétiole pubescent .... *R. liberica*
57. Face inférieure des feuilles avec poils épars entre les nervures 58
Face inférieure des feuilles dépourvue de poils 59
58. Quelques sépales de moins de 2 mm de long .... *R. dubia*
Sépales tous de 2 mm de long ou plus .... *R. brachypetala*
59. Aisselles des nervures primaires pourvues de domaties pubescentes à la face inférieure des feuilles. .... *R. dentata*
Domaties absentes 60
60. Sépales jusqu'à 2 mm de long 61
Sépales de plus de 2 mm de long 62
61. Appendice du connectif plus court que l'anthère .... *R. exappendiculata*
Appendice du connectif égal ou plus long que l'anthère .... *R. microdon*
62. Face inférieure des feuilles irrégulièrement teintée de rouge .... *R. rubrotincta*
Face inférieure des feuilles non teintée de rouge 63
63. Fruits lisses ou obscurément réticulés .... *R. brachypetala*
Fruits rugueux-furfuracés .... *R. dentata*

PROTOLOGUES DES ESPÈCES FIGURANT DANS LA CLEF

Allexis batangae (Engl.) Melchior, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 8 : 655 (1924).
cauliflora (Oliv.) Pierre, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, n.s., 1 : 25 (1898).
obanensis (Bak. f.) Melchior, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 8 : 656 (1924).
Decorsella paradoxa A. Chev., Bull. Soc. Bot. France, Mém. 8 : 297 (1917).
Rinorea adnata Chipp, Kew Bull. 1923 : 295 (1923).
afzelli Engl., Bot. Jahrb. Syst. 33 : 138 (1902).
angustifolia (Thou.) Baill., Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 582 (1886).
aylmeri Chipp, Kew Bull. 1923 : 294 (1923).
brachypetala (Turcz.) O. Ktzė, Rev. Gen. 1 : 42 (1891).
breviracemosa Chipp, Kew Bull. 1923 : 294 (1923).
bussei Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 125 (1913).
caudata (Oliv.) O. Ktze., Rev. Gen. 1 : 42 (1891).
cerasifolia Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 118 (1913).
comperei Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 388 (1968).
convallarioides (Bak. f.) Eyles, Trans. Roy. Soc. S. Afr. 5 : 421 (1916).
crassifolia (Bak. f.) De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 158 (1920).
dentata (Beauv.) O. Ktze., Rev. Gen. 1 : 42 (1891).
dionysiana Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 386 (1968).
dubia De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 160 (1920).
ebolowensis Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 105 (1913).
exappendiculata Engl., Bot. Jahrb. Syst. 51 : 127 (1913).
gilletii De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 162 (1920).
ilicifolia (Welw. ex Oliv.) O. Ktze., Rev. Gen. 1 : 42 (1891).
johnstonei (Stapf) Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 50 suppl. : 414 (1914).
kamerunensis Engl., Bot. Jahrb. Syst. 33 : 139 (1902).
keayi Brenan, Kew Bull. 1950 : 336 (1951).
kibbiensis Chipp, Kew Bull. 1923 : 292 (1923).
kisavuensis Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 387 (1968).
ledermannii Engl., Bot. Jahrb. Syst. 51 : 121 (1913).
liberica Engl., Bot. Jahrb. Syst. 23 : 142 (1902).
longifolia De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 173 (1920).
longisepala Engl., Bot. Jahrb. Syst. 23 : 143 (1902).
malembaensis Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 389 (1968).
microdon Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 117 (1913).
microglossa Engl., Bot. Jahrb. Syst. 51 : 104 (1913).
oblanceolata Chipp, Kew Bull. 1923 : 292 (1923).
oblongifolia (C. H. Wright) Marquand ex Chipp, Kew Bull. 1923 : 296 (1923).
parviflora Chipp, Kew Bull. 1923 : 295 (1923).
pilosa Chipp, Kew Bull. 1923 : 294 (1923).
preussii Engl., Bot. Jahrb. Syst. 33 : 140 (1902).
raymondiana Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 383 (1968).
rubrotincta Chipp, Kew Bull. 1923 : 294 (1923).
rudolphiana Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 385 (1968).
sapinii De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 182 (1920).
sciaphila Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 124 (1913).
seleensis De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 183 (1920).
subglandulosa De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 186 (1920).
subintegrifolia (Beauv.) O. Ktze., Rev. Gen. 1 : 42 (1891).

subsessilis Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 51 : 122 (1913).
talbotii (Bak. f.) De Wild., Bull. Jard. Bot. Brux. 6 : 188 (1920).
tortuosa Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 389 (1968).
wagemansii Taton, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38 : 382 (1968).
welwitschii (Oliv.) O. Ktze., Rev. Gen. 1 : 42 (1891).
whytei (Stapf) Brandt, Bot. Jahrb. Syst. 50, Suppl. : 418 (1914).
zenkeri Engl., Bot. Jahrb. Syst. 33 : 146 (1902).

Achevé d'imprimer le 23 mai 1990.

Le Bulletin du 3e trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 16 février 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 004 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1^re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2^e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3^e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n^os 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie n^os 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n^os 1 à 70 ; Botanique, n^os 1 à 35 ; Écologie générale, n^os 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n^os 1 à 19.

La *4^e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

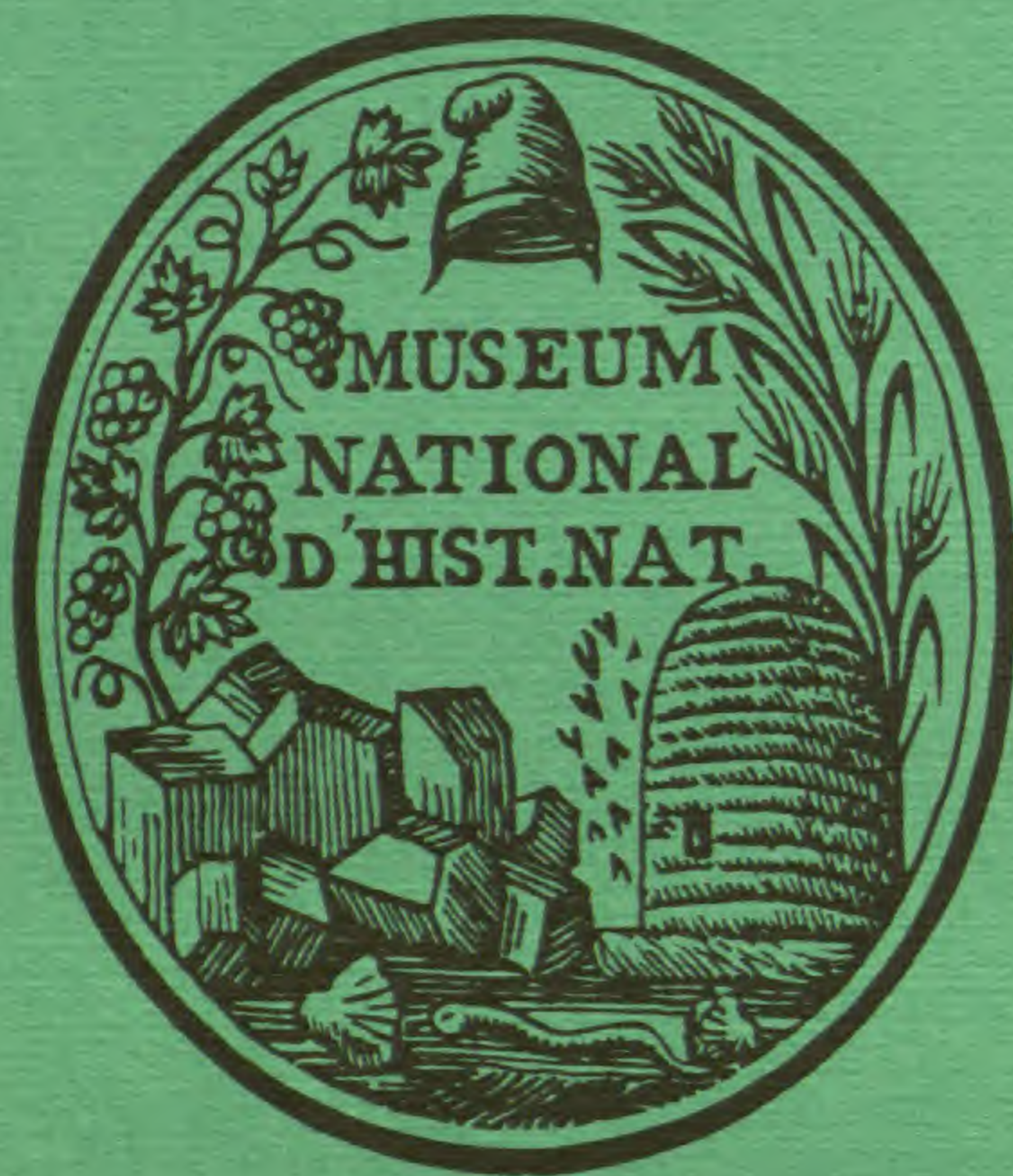
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 93 vol. parus.
- Flore du Gabon, 31 vol. parus.
- **Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.**
- **Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 16 vol. parus.**
- **Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).**

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique
Phytochimie

Tome 11 — 1989

PARIS

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005

MISSOURI BOTANICAL

JUL 5 1990

GARDEN LIBRARY

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **11**, 1989

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

AVELLA, T. — Voir LEWALLE, J. L.

BAHUCHET, S. — Les noms d'arbres des Pygmées de l'Ouest du bassin congolais .... n° 4 : 355-365

BAMPS, P. — *Rotala letouzeyana*, Lythracée nouvelle du Zaïre .... n° 4 : 389-390

BAMPS, P. & LE THOMAS, A. — L'identité d'*Artabotrys rhopalocarpus* Le Thomas, Annonacée africaine .... n° 4 : 455-457

BOSS, J. J. — Clef des *Violaceae* ligneuses pour la partie occidentale de l'Afrique centrale .. n° 4 : 461-468

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXIV .... n° 1 : 29-38

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXV .... n° 2 : 157-165

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXVI .... n° 4 : 369-382

BRETELER, F. J. — Une nouvelle espèce de *Dichapetalum* Thouars (*Dichapetalaceae*) du Cameroun .... n° 4 : 333-335

CUSSET, C. — Voir CUSSET, G.

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etudes sur les *Podostemopsida*. 12. Biogéographie évolutive de *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel .... n° 1 : 39-70

EDOUARD, J.-A. & RAYNAL-ROQUES, A. — Le fruit des guis (*Loranthaceae* et *Viscaceae*) : utilité pour la taxonomie et mode de dissémination par les oiseaux ..... n° 3 : 307-314

FERGUSON, D. K. — On Vietnamese *Amentotaxus* (*Taxaceae*) .... n° 3 : 315-318

FLORET, J.-J., LOUIS, A. M. & REITSMA, J. M. — Un *Microdesmis* (*Pandaceae*) à dix étamines découvert en Afrique : *M. afrodecandra sp. nov.* .... n° 2 : 103-115

GEERINCK, D. — A propos de la spéciation chez *Eulophia* Lindley (*Orchidaceae*) et description d'une nouvelle espèce, *E. letouzeyana* Geerinck, d'Afrique centrale . n° 4 : 391-395

GOLDBLATT, P. — Revision of the tropical African genus *Zygotritonia* (*Iridaceae*) .... n° 2 : 199-212

GOLDBLATT, P. — Systematics of *Gladiolus* L. (*Iridaceae-Ixioideae*) in Madagascar .... n° 3 : 235-255

GOLDBLATT, P. & DE VOS, M. P. — The reduction of *Oenostachys, Homoglossum* and *Anomalesia*, putative sunbird pollinated genera, in *Gladiolus* (*Iridaceae-Ixioideae*) .... n° 4 : 417-428

GUINET, Ph. — Voir VILLIERS, J.-F.

HALLÉ, N. & LOUIS, A. M. — Un nouvel *Impatiens* (*Balsaminaceae*) du Gabon. n° 1 : 11-15

HANSEN, C. — New species of *Pseudodissochaeta* Nayar and *Sonerila* Roxb. (*Melastomataceae*) from Indo-china .... n° 3 : 279-286

HIEPKO, P. & SCHOLZ, H. — Additions et corrections à la « Flore analytique du Togo ». .... n° 4 : 433-446

HUBER, H. — Trois nouvelles espèces d'*Asclepiadales* du Cameroun ..... n° 4 : 447-452

JÉRÉMIE, J. — Autogamie dans le genre *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae*) ... n° 1 : 17-28

LEBRUN, J.-P. & STORK, A. L. — La véritable identité du *Selinocarpus somalensis* Chiov. (*Nyctaginaceae*) .... n° 2 : 213-215

LEBRUN, J.-P. & STORK, A. L. — Un *Kleinia* nouveau (*Asteraceae*) d'Ethiopie méridionale .. .. n° 4 : 413-416

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J. — Notes sur deux *Brachystelma* (*Asclepiadaceae*) d'Afrique tropicale .... n° 1 : 71-77

LEEUWENBERG, A. J. M. — Series of revisions of *Apocynaceae* XXXII. A new species of *Rauvolfia* from Gabon and Congo .... n° 4 : 367-368

LEROY, J.-F. — Taxonomie des *Meliaceae* malgaches : espèces nouvelles du genre *Malleastrum* (Baillon) J.-F. Leroy .... n° 4 : 397-402

LE THOMAS, A. — Voir BAMPS, P.

LE THOMAS, A. — Voir ROGSTAD, S. H.

LEWALLE, J. L. & AVELLA, T. — Les graines de *Plantago palmata* (*Plantaginaceae*) en microscopie électronique à balayage .... n° 4 : 407-412

LIBEN, L. — A propos de *Gambeya africana* (A. DC.) Pierre (*Sapotaceae*). n° 4 : 459-460.

LISOWSKI, S. — Nouvelle espèce du genre *Senecio* (*Compositae*) du Kivu (Zaïre)........ .... n° 4 : 453-454

LOBREAU-CALLEN, D. — Les *Malpighiaceae* et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution .... n° 1 : 79-94

LOUIS, A. M. — Voir FLORET, J.-J.

LOUIS, A. M. — Voir HALLÉ, N.

LOWRY, P. P., II. — A revision of *Araliaceae* from Vanuatu .... n° 2 : 117-155

MALAISSE, F. — *Monadenium letouzeyanum*, Euphorbiacée nouvelle des forêts claires zambésiennes de type miombo humide........ n° 4 : 337-340

NOOTEBOOM, H. P. — *Symplocaceae* of New Caledonia........ n° 3 : 295-306

PLOUVIER, V. — Recherche et répartition du coniféroside, de la skimmine, d'hétérosides coumariniques voisins et de l'aspéruloside dans quelques groupes botaniques. n° 2 : 217-232

RAYNAL-ROQUES, A. — Un nouveau *Striga* (*Scrophulariaceae*) de l'Ouest africain .... n° 4 : 351-354

RAYNAL-ROQUES, A. — Voir EDOUARD, J.-A.

REITSMA, J.-M. — Voir FLORET, J.-J.

ROBBRECHT, E. — A remarkable new *Chazaliella* (African *Psychotrieae*), exemplifying the taxonomic value of pyrene characters in the *Rubiaceae*........ n° 4 : 341-349

ROGSTAD, S. H. & LE THOMAS, A. — Pollen characters of the *Polyalthia hypoleuca* complex (*Annonaceae*) : their significance in establishing monophyly and candidate outgroups .. .. n° 3 : 257-278

SCHOLZ, H. — Voir HIEPKO, P.

SONKÉ, B. — Un *Oxyanthus* (*Rubiaceae-Gardenieae*) nouveau du Kivu (Zaïre). n° 4 : 429-432

STORK, A. L. — Voir LEBRUN, J.-P.
THOMASSON, G. — Voir THOMASSON, M.
THOMASSON, M. — Le xérophytisme dans le Sud malgache : essai typologique .... n° 2 : 185-198
THOMASSON, M. & THOMASSON, G. — Végétation et régénération naturelle en milieu xérique : exemple de l'île de Nosy-Ve (Sud-Ouest malgache) .... n° 3 : 287-294
TRIEST, L. — Electrophoretic divergence between *Najas marina* L. and *N. horrida* Magn. from N.E. Natal, South Africa .... n° 4 : 383-388
VERDCOURT, B. — Note on Domenico Vigni and the origin of the generic name *Vigna* (*Leguminosae-Phaseoleae*) .... n° 4 : 403-405
VILLIERS, J.-F. — René Letouzey (1918-1989) .... n° 4 : 325-332
VILLIERS, J.-F. & GUINET, Ph. — *Lemurodendron* Villiers & Guinet, genre nouveau de *Leguminosae Mimosoideae* de Madagascar .... n° 1 : 3-10
VOS, M. P. (DE). — Voir GOLDBLATT, P.
WÜEST, J. — Voir LEBRUN, J.-P.

Dates de diffusion de la section B, 11, 1989 :

1er trimestre : 28 juillet 1989
2e trimestre : 21 octobre 1989
3e trimestre : 16 février 1990
4e trimestre : 23 mai 1990